SHENGWU

苏宏鑫 编著

（第三版）

高中生物奥赛讲义

上册





ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

高中生物竞赛系列

- ★ 高中生物竞赛培优教程
- ★ 高中生物奥赛讲义
- ★ 备战全国高中生物联赛
  （高中生物奥赛讲义配套练习）
- ★ 高中生物竞赛题典
- ★ 冲刺全国高中生物联赛

SHENGWU

第三版

高中生物奥赛讲义

（上　册）

苏宏鑫　编著






ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

前 言

国际生物学奥林匹克竞赛(International Biology Olympiad,简称 IBO),是为中学生举办的世界级生物学竞赛,每年一届;旨在培养中学生对生物学的兴趣、创造力和百折不挠的精神,增强学生自主解决具有一定挑战性问题的能力,促进世界青少年之间的交流。自 1990 年 7 月在捷克的奥洛穆茨(Olomouc)成功举办首届 IBO 以来,一直受到世界各国中学生及其家长、教师和社会的广泛关注。我国于 1993 年组队参赛到 2008 年的 16 年间,总共有 63 名选手参赛,其中就有 41 名荣获 IBO 金牌,多届获团体世界第一和个人世界第一的好成绩。生物学竞赛活动,对中学生来说既是生命科学知识的竞赛,更是智力、创造力和意志力等综合素质的较量;同时,它对中学生物教师的专业发展和学校生物教学整体水平的提高也都有着极为重要的促进作用。

我国开展中学生生物学竞赛一般分为三个层次:全国中学生生物学联赛→全国中学生生物学竞赛→IBO。目前,有许多省、市、自治区在全国中学生生物学联赛之前还会自行组织一次全国联赛的初赛。

自 1995 年 9 月以来,编者一直坚持在中学生生物学竞赛辅导第一线,先后在江西省玉山县第一中学、广丰县实验中学和南昌市第二中学担任生物学竞赛的主教练工作。2002 年 8 月招调到浙江省温州中学,并任该校主教练至今。2005 年被全国生物联赛(浙江赛区)竞赛委员会聘为浙江省高中生物学竞赛冬令营教练,2009 年被评聘为教授级中学高级教师和浙江省首批中学生生物学竞赛特级教练。

编者的编写工作经历了构思和拟定提纲、编写初稿、实践与补充修改定稿等三个阶段。编者在从事生物学竞赛主教练的头几年,由于找不到一套系统的、适合中学生认知水平和认识规律的、适用于进行生物学竞赛辅导的教材,更没有配套的练习,所以经过 2000 年到 2002 年近两年的构思,并根据对《全国中学生生物学竞赛大纲(试行)》、《IBO 纲要》和当时几年的全国生物学竞赛和联赛试题的分析、研究、领会和理解,初步梳理出中学生生物学竞赛的一些命题思路、赛点范围和层次,拟写出了万余字的《高中生物奥赛讲义》(简称《讲义》,下同)提纲,并在后来的编写和教学实践中又多次修正、补充和完善。

根据《讲义》提纲的基本框架和思路,编者于 2002 年暑期开始广泛收集资料并编写,经过四年的努力,到 2006 年 6 月才完成《讲义》的初稿。之后,又经过三年四次全面、反复的修改,其间也不断补充新的考点内容和吸纳生命科学研究的最新成果,终于 2009 年 3 月定稿。在编写过程中,编者参阅了七十多种的大学教材、专著和生物学专业杂志上的文章;请教过省内外多位生物学竞赛的知名教练;得到了温州市教研院的张庆勉老师和同事郑萍萍、高庚潭、曾文俊、苏少华、包虹、高素阳、张微华、尤永安、叶微微、黄华、丁兆峰等老师的帮助,特别是许晖教练用《讲义》的初稿作教材进行过二届四年的竞赛辅导,提出了许多宝贵的建议;还有近七年温州中学百余名生物学竞赛的参赛选手,尤其是周传恺(2005 年全国竞赛第三名,金牌)和周东同学(2008 年全国竞赛第七名,金牌)在使用《讲义》初稿为生物学竞赛课本的学习过程中,发现过许多问题、提出了不少建议;更有我的妻子林丽敏一直支持并帮助我完成这项工作。可以说,没有他(她)们的研究成果和帮助就不会有《讲义》的诞生,在此对他(她)们表示最诚挚的感谢。

编写《讲义》初稿和定稿的过程,实际上是一边编写初稿,一边就付印并用于竞赛辅导的教学实践,一旦发现问题就立即修改或补充的过程。可以说,七年的编写,也是七年的实践,更是七年的修改与补充,有些章节甚至修改过七次以上。本着对读者高度负责的态度,自 2009 年 8 月第一次出版以来的教学实践中,针对书中的一些错漏之处,本次又进行了第 4 次的修正,并结合近两年全国中学生生物学联赛和竞赛的新趋势,对个别章节作了一定的修改或补充。虽然编者确实尽了最大的努力,但是由于经验和水平所限,错误和不足肯定难免,真诚希望广大读者予以批评指正。

编者在编著《讲义》的过程中,力求体现或者说已经具有以下五个特点:

1. 范围恰当,难度适中。《讲义》内容的编写以现行《普通高中生物课程标准》(实验)为基础,以《全国中学生生物学竞赛大纲(试行)》为范围,以我国近十多年的全国中学生生物学联赛和竞赛的试题内容为依据

和重点，同时也参考了《IBO纲要》和近十年IBO试卷的具体内容，以《大纲》的分数比例安排篇幅。可以说，《讲义》中的多数内容是现行高中生物知识的延伸或解读，同时又符合全国生物学联赛的要求。

2.自成体系，图文并茂。《讲义》中的知识内容注重了生物学的基础性，努力反映了生物学发展的前沿性，体现了学科知识的系统性和完整性。例如，在细胞内1mol葡萄糖完全氧化释放的能量所形成的ATP，以往认为是36或38mol，《讲义》采用了30或32mol的最新研究成果；以往认为2个电子从NADH经呼吸链传递给O2的过程中，只能将线粒体基质中的6个质子泵出到线粒体的膜间腔中，而《细胞生物学》(第3版)翟中和等，2009.认为是10个而不是6个，且从线粒体的膜间腔中每3(而不是以往的2～3)个质子通过ATP合成酶复合体进入基质的过程中合成1个ATP。……。在重视学科知识纵向联系的同时又适当注意了横向的比较，并突出生物体具有结构的特点；为此，《讲义》用了上百个表格和千余幅插图。在内容顺序的编排上，力求与高中学生的认知水平和认知规律相符合。譬如，在“动物生物学”这一篇的安排中，编者先安排了“人体及哺乳动物的形态和解剖结构”一章。编者认为，人们对动物界各类动物的形态与解剖结构的研究多数从人体自身开始，其他动物的形态与结构名称很多是从人体的研究中迁移或借用过去的；同时，中学生对其他动物的形态与结构很陌生且又不易领会，而人体自身的形态与结构又是比较熟识或容易认识的；因此，学习了“人体及哺乳动物的形态和解剖结构”之后就更容易学习“动物界的基本类群与分类”了。

3.学练结合，训练提升。练习具体分为：节后同步练习(90份)，章后综合练习(25份)，全国联赛摸拟试题(4份)等三个部分，另成一册《备战全国高中生物联赛》已于2010年10月出版。

4.教师便教，学生易学。编者是一位具有十四年生物学竞赛辅导经历的教练，更是一位已有二十四年教龄的中学生物教师，既了解生物学竞赛的要求，更深知中学生物教学的需要；同时它还集中了百余名温州中学优秀参赛选手的集体智慧。因此，《讲义》既适用于高中学生参加全国中学生生物学联赛及其初赛，对中学教师的生物学教学也有较高的参考价值。在使用《讲义》时，参加全国联赛的选手可按《讲义》的先后次序全面而又详尽地学习；参加全国联赛的初赛的选手应该根据各省市初赛的具体要求，在掌握中学教材基本内容的基础上有选择性地进行学习，以对中学教材的具体内容作适当的拓展和延伸。

5.有误必纠，及时更新。虚心接受读者的意见，关注全国中学生生物学联赛和竞赛试题的新趋势，关注生命科学的新发现和新观点，做到及时修正、更新和补充，力求《讲义》符合全国中学生生物学联赛和竞赛的发展要求。

《讲义》共分七篇二十九章。这七篇是：分子与细胞生物学、植物生物学、动物生物学、微生物学、遗传与进化、生态学、生物技术。

自2010年开始，全国中学生生物学联赛理论试题增加了生物实验的内容。编者计划用一年多的时间，根据《竞赛大纲》和近十年来全国联赛、全国竞赛、国家队选拔赛的实验竞赛内容编写《高中生物奥赛实验讲义》(含同步练习)，并计划于2012年初出版，以满足中学生参加全国生物学联赛的需要。

苏宏鑫

2011年6月于浙江省温州中学

目　　录

第一篇　分子与细胞生物学

第二篇　植物生物学

第一篇

分子与细胞生物学

第一章 生命的分子基础

生命是一种自然现象,因此生命具有一定的物质基础,即原生质。原生质是具有生物活性的物质,其各种化学成分按照一定的化学规律构建成具有特定结构体系的原生质体,即细胞。所以细胞是生物体进行生命活动的基本单位。构成原生质的化学物质可分为无机物和有机物两大类。无机物包括水和无机盐。有机物一般是指除 CO、CO_2、碳酸、碳酸盐和金属碳化物等以外的含碳化合物,一般可分为糖类、脂类、蛋白质和核酸等四类;此外还有一些具有调节机体生命活动的微量有机物,它们是:激素、维生素、抗生素等。原生质最重要的生理特性是具有生命现象,即生命体系利用外界提供的能量来提高或维持自身结构和生理功能的有序性,这也是生命的本质所在。

自然界中存在 103 种元素,其中含量最丰富的元素是氧、硅、铝和铁。而在生物体中大约只有 25 种元素是构成生命不可缺少的元素(表 1-1),其中碳、氢、氧、氮、硫、磷、氯、钙、钾、钠、镁 11 种元素含量比较多,称为常量元素;余下的 14 种元素:铁、铜、锌、锰、钴、钼、硒、铬、镍、钒、锡、硅、碘和氟含量很少,称为微量元素。在自然界中碳、氢和氮三种元素的总和还不到元素总量的 1%,然而在生物体中氧、碳、氢和氮 4 种元素竟占了 96%以上。这种"反自然"现象与生命具有浓集自然界中稀少元素的能力有关,而这种能力也正是生命的一种突出的特征。

表 1-1 人体中存在的 25 种元素

常量元素	O	C	H	N	Ca	P	K	S	Na	Cl	Mg
质量百分比(%)	65	18.5	9.5	3.3	1.5	1.0	0.4	0.3	0.2	0.2	0.1
微量元素(少于 0.01%)	Ni Cr Cu Co F I Fe Mn Mo Se Si Sn V Zn										

碳元素是生物体中最基本的元素。细胞中具有生物活性的是有机物,而构成有机物基本骨架的元素就是碳元素。从生物体的物质组成来说,由于碳原子比较小,有 4 个外层电子,能和别的原子形成 4 个强的共价键,从而在生物体中生成数量很大的各种含碳化合物。更为主要的是,碳原子彼此之间可以连接成链状或环状的巨大分子,像糖、脂肪、蛋白质和核酸这四类重要的生物大分子的基本骨架就是链状或环状的。从生物体的能量贮存来看,有机分子中典型的碳碳共价键中所贮藏的能量大约为 63~714kJ/mol(15~170kcal/mol),其具体数值随所连接的不同原子而异;在生物氧化过程中碳化合物共价键的断裂可以释放出大量的能量。

第一节 水和无机盐

一、水

水在生物体中的含量最多,一般在 70%~90%左右。其中,大部分的水在细胞中能自由移动,叫自由水(又称游离水);少数水被纤维素、淀粉、蛋白质、葡萄糖、氨基酸等多种亲水分子及其离子物质,以氢键、静电引力所吸附,成为结合水(又称束缚水),约占总水量的 4.5%。

水分子是极性分子,并且水分子之间很容易形成氢键。因此,水不仅是生物体的重要组成部分,而且在生物的生命活动中有着极为重要的作用。水分子的生物学功能主要有以下几个方面:

1. 有较强的内聚力和表面张力 这样能保证水在植物体内的导管中形成连续的水柱而不断裂,可以从根部一直上升到参天大树的树梢上。

2.有较大的比热和蒸发热　水的比热为4.184J/g，能有效地维持生物体内热化学反应环境的稳定。在100℃时，1g液态水变为气态水需要2 259.36J，这么大的蒸发热对于生物体有效地保持体内水分、散发体内热量都有着极为重要的意义。

3.结合水对亲水大分子的空间结构和生物学功能有重要作用　结合水的存在使纤维素、淀粉、蛋白质等多种亲水大分子的空间结构得以稳定，从而保证其特定的生物学功能。例如，蛋白质分子失去结合水就易发生凝聚沉淀而变性。

4.水是良好的溶剂　极性的水分子能有效地溶解电解质，从而促进了反应物分子之间的碰撞机会而迅速发生反应。因此。在一定范围内细胞中的“自由水/结合水”的比值越高，代谢活动就会越旺盛。

5.水保证了生物膜等细胞结构的稳定　生物膜的主要成分磷脂分子，其头部亲水而尾部疏水。在大量水分子的作用下，磷脂分子亲水的头朝膜的两侧而疏水的尾朝膜的中央，因而水有维持膜结构稳定的作用。

6.水也是生物体中某些化学反应的必需原料　例如，光合作用和呼吸作用、ATP和有机大分子的水解都需要水分子参与反应。

由此可见，生物体缺乏水分，就不能进行正常的生命活动，甚至会危及生命。

二、无机盐

细胞中的无机盐一般都以离子的形式存在，如Na^+、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Cl^-、HPO_4^{2-}、HCO_3^-等，它们主要有以下方面的作用：

1.有些无机离子是合成有机物的原料　如PO_4^{3-}是合成磷脂、核酸、ATP等重要物质的必需原料。

2.有些无机离子是酶的活化因子和调节因子　如K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}等。

3.能维持细胞的渗透压和细胞的正常形态　细胞的无机离子足量，就有较高的渗透压，细胞就能吸足水，保持正常的细胞形态，从而发挥正常的细胞功能；否则，细胞就会萎缩，严重的会引起细胞死亡。

4.有些无机离子有缓冲pH的作用　例如，H_2CO_3和$KHCO_3$、HPO_4^{2-}和$NaHPO_4$等弱酸及其强碱盐都是细胞中重要的酸碱缓冲对，对于稳定细胞中的pH稳定有着重要作用。

此外，有些无机盐对于某些细胞的特殊功能也是必需的，如肌肉收缩需要适量的Ca^{2+}；适量的Na^+、K^+、Ca^{2+}、Cl^-等无机离子都是神经传导所必需的。

第二节　糖　类

糖类物质是含多羟基的醛类或酮类的化合物，或者水解时能产生这些化合物的物质。糖类物质是地球上数量最多的一类有机物质，地球生物量干重的50%以上是葡萄糖的聚合物。糖类物质按干重计，占植物的85%～90%，占细菌的10%～30%，占动物的不到2%。糖类是生物体主要的供能物质和结构成分。糖由C、H、O三种元素组成，其原子数的比为C∶H∶O≈1∶2∶1，分子通式可写成$(CH_2O)_n$。但是符合这一通式的不一定都是糖，如乙酸(CH_3COOH)和乳酸($C_3H_6O_3$)的C∶H∶O＝1∶2∶1，而鼠李糖($C_6H_{12}O_5$)却又不符合这一通式。有的糖如糖蛋白还含有N、S等元素。

一、单　糖

单糖就是不能再水解的糖，是构成各种糖分子的基本单位。在糖通式中，单糖的n是从3到7整数的，分别称为丙糖、丁糖、戊糖、己糖和庚糖。例如，葡萄糖分子的$n=6$，其分子式为$C_6H_{12}O_6$。开链形式的糖分子包含有若干个—OH以及一个醛基或一个酮基，其中醛基和酮基起着特殊的作用：①它能够同本分子的—OH反应，而成为环状，原来酮基或醛基C与O之间的连接变成单键；②一旦成环，环上的—OH能与另一糖分子上的—OH形成糖苷键而成为二糖，通过相同的连接方式将有更多个单糖分子连接起来成为寡糖，直至可以由数千个单糖分子连成相对分子质量非常大的多糖。由于每个单糖有几个自由的—OH，都可以与另一单糖形成键，这样形成不同多糖结构的类型可能就非常多。由两个葡萄糖构成的二糖连接形式就多达11种，而三种不同的己糖可以参与构建几千种不同的三糖。

(一)几种重要的单糖

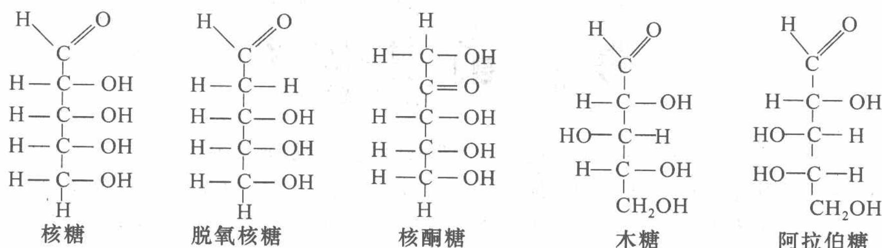
1.丙糖　如甘油醛(醛糖)和二羟丙酮(酮糖)。它们的磷酸酯是细胞呼吸作用和光合作用中重要的中

间代谢物。

2.戊糖 戊糖中最重要的有D-核糖、D-脱氧核糖和核酮糖。核糖和脱氧核糖是核酸的重要成分，核酮糖是重要的中间代谢物。此外，D-木糖多以戊聚糖形式存在于植物和细菌的细胞壁中，是树胶和半纤维素的成分。D-阿拉伯糖多以结合态存在于半纤维素、树胶、细胞多糖中。L-阿拉伯糖也称果胶糖，广泛存在于植物和细菌的细胞壁和树皮创伤处的分泌物（树胶）中，它是果胶、半纤维素、树胶和植物糖蛋白的重要成分。



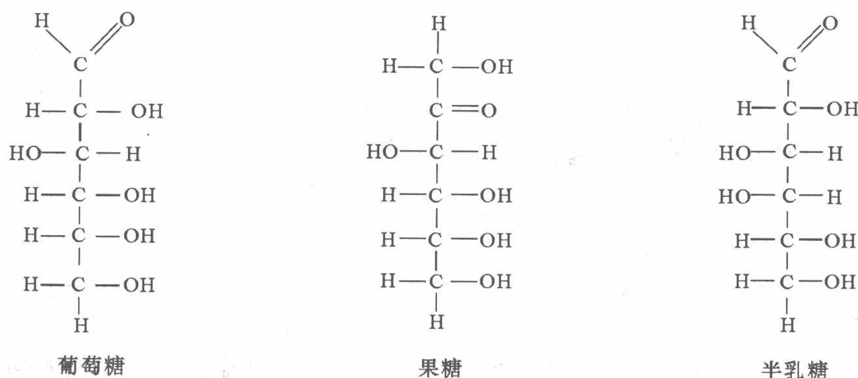
甘油醛　　二羟丙酮



核糖　　脱氧核糖　　核酮糖　　木糖　　阿拉伯糖

3.己糖 又称六碳糖，是最常见的单糖。D-葡萄糖、D-果糖、D-半乳糖、甘露糖等都是六碳糖。上述四种六碳糖的分子式都是 $C_6H_{12}O_6$，但结构式各有不同，所以它们彼此都是同分异构体。D-果糖在糖中甜度最高。

葡萄糖和果糖可以以游离状态存在，亦可以以结合状态存在。游离态的葡萄糖存在于动、植物细胞中；游离态的果糖存在于果实和蜂蜜中。半乳糖作为构件存在于琼脂、乳糖、蜜二糖、半纤维素及其他一些多糖分子中。甘露糖以结合态存在于某些多糖或糖蛋白中。



葡萄糖　　果糖　　半乳糖

（二）单糖的构型

1.单糖的旋光性

（1）平面偏振光 当光波通过尼科尔棱镜时，会出现一种物理现象，即只允许某一平面振动的光波通过，其他的光波都被阻断，这种光称为平面偏振光（图1-1）。这种现象与棱镜的物质结构有关。

（2）旋光性的现象和应用 当这种平面偏振光通过旋光物质的溶液（如乳酸，图1-1）时，光的偏振面会向右旋一定的角度，该物质称为右旋光性物质（以“＋”表示），向左旋的称为左旋光物质（以“－”表示）。一种旋光物质的旋光度（α_D^t）与该旋光物质的浓度（c：每毫升溶液含有的旋光物质的克数）及偏振光通过待测液的路径长度（L：dm）的乘积成正比：

$$\alpha_\lambda^t = [\alpha]_\lambda^t \times c \times L$$

式中：$[\alpha]_\lambda^t$ 为某旋光物质的比旋光度，它是一个物理常数，只与这种旋光物质的结构、光的波长和温度有关；t 表示温度，λ 表示光的波长。例如，在钠光（λ 以 D 表示）下，D-葡萄糖的 $[\alpha]_D^{20}$ 为＋52.2，D-果糖的 $[\alpha]_D^{20}$ 为－92.4。因此，在旋光检测仪中可以根据旋光度的大小测定该物质溶液的浓度。

（3）旋光性的原因 单糖等有机物有旋光性，这可能与它的分子内部结构有关：如果分子内部结构是对称的（如有对称面、对称中心、对称轴），就没有旋光性；反之就有旋光性。

生物体内存在的有机分子主要是由C、H、O、N四种元素组成的，其中只有C原子有可能形成不对称

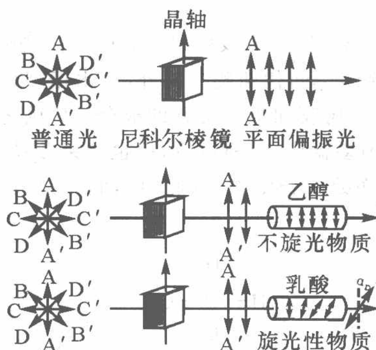


图 1-1　平面偏振光的形成及物质的旋光现象

性。原因是 C 原子表现为四价，即可与四个原子或原子团共价连接，如果连接的四个原子或原子团有相同的，这个分子就表现为对称性；否则就表现为不对称性，这个 C 原子称为不对称碳原子，或称为不对称中心、手性碳原子、手性中心。

2. 单糖的构型　同一分子的所有原子或原子团以不同的空间顺序共价连接，可以形成多种构型的分子。不对称 C 原子上相连的原子或原子团可有两种不同空间排列方式，形成左右或互为镜像的关系，这样的异构体即称旋光异构体，又称镜像异构体，这个 C 原子称为手性碳原子。一般旋光性化合物构型的参照物是甘油醛(图 1-2)，即远离醛基的手性 C 原子上的－OH 在右边的定为 D 型，在左边的定为 L 型。这种 D 型与 L 型的互变需要相关共价键的断裂与重建，以及相关原子或原子团的重排。

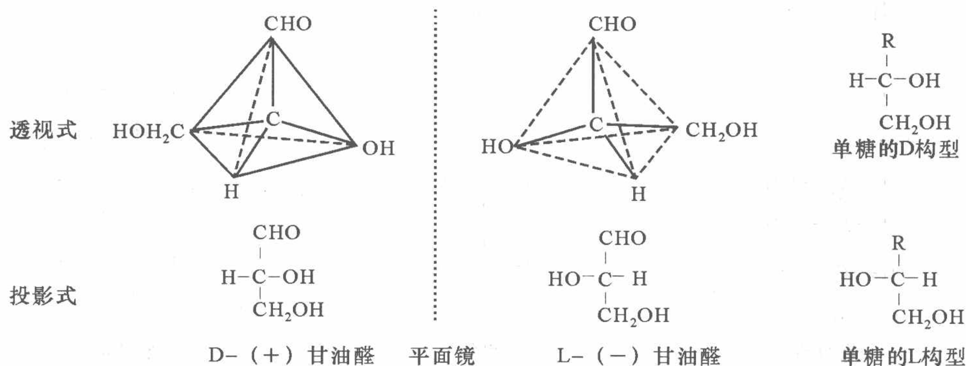
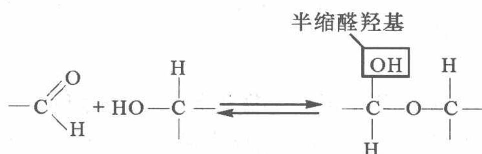


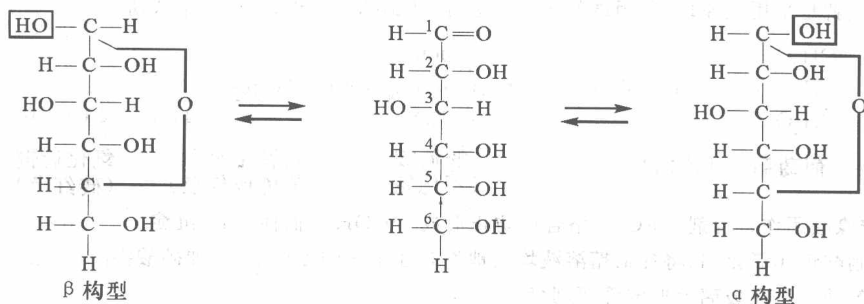
图 1-2　甘油醛的对映体及单糖的 D 与 L 构型

(三)单糖的环式结构

1. 环式结构和船、椅式构象　五碳糖、六碳糖等单糖分子在溶液中大多不成上述的链式，而成环式结构。单糖分子内的醛基或酮基可以自发地、迅速地与同一分子另一个碳原子上的羟基发生可逆的反应，生成半缩醛，从而形成环式结构，其中第一位 C 原子上的羟基称为半缩醛羟基，化学性质很活泼。



例如葡萄糖分子结构的链式和环式之间的互变：



上面的环式结构不够直观，更合理的是 Haworth 提出的透视式环状结构，如图 1-3 所示（为了表明分子的立体性，环的一半，即靠近读者的一半，画成粗线）。

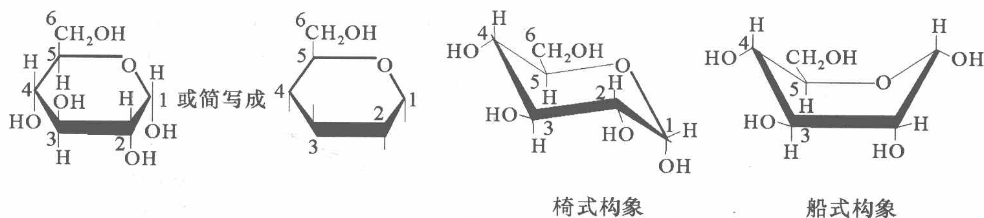


图 1-3　葡萄糖透视式环状结构和 α-D-葡萄糖的椅式、船式构象

但是实际上，环上的碳原子是位于不同平面上的，使葡萄糖分子成为船式或椅式构象（图 1-3）。其中，椅式构象最为稳定。船、椅式的互变只存在单个共价键的旋转，而不存在共价键的断裂与重建，像葡萄糖分子这种船式和椅式的异构现象就叫构象异构。

2. α、β 构型　如图 1-4，在葡萄糖分子中，如果半缩醛羟基与末位不对称碳原子（即倒数第二位碳原子）上的—OH 同在环的一侧，称 α-型；如果是分别在环的两侧，称 β-型。这样 D-葡萄糖分子就有 α-D-葡萄糖和 β-D-葡萄糖两种构象。在溶液中，α-D-葡萄糖和 β-D-葡萄糖可以互相转变。

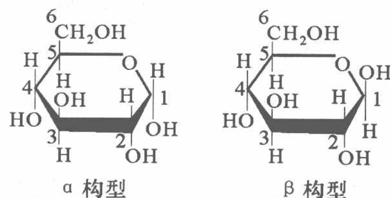


图 1-4　D-葡萄糖的两种构型

在自然界中，游离的单糖中最常见的是葡萄糖、甘露糖和果糖等己糖，其他 4 种单糖（即 C_3、C_4、C_5 和 C_7 单糖）迄今尚未发现，有的作为聚糖的单糖基存在，水解聚糖可得到相应的单糖。

自然界中存在多种重要的单糖衍生物，可分为糖醇、糖醛酸、氨基糖及糖苷、糖酯等。如甘露醇、葡萄糖醛酸、半乳糖醛酸、D-氨基葡萄糖、氨基半乳糖等。

（四）同分异构体

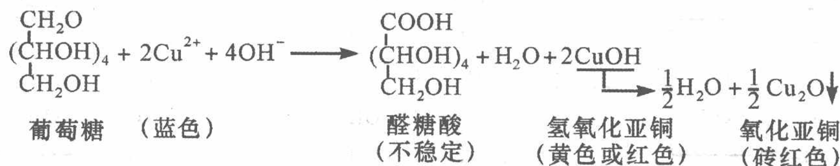
同分异构体分为结构异构体和立体异构体。原子组成相同而具体结构不同的各种物质称为同分异构体。其中，分子中原子连接的次序不同就构成了不同的结构异构体，如葡萄糖、果糖和半乳糖的结构式不同。如果结构式相同而原子的空间取向不同就形成了立体异构体，其中不能通过旋转单键来互变的为构型异构，葡萄糖的 D 与 L 构型，α 与 β 构型，即透视式或投影式有差异，这种异构体的互变一定涉及共价键的断裂与重建；能通过旋转单键来互变的则为构象异构，如葡萄糖的船式和椅式构象。

（五）单糖的化学性质

1. 弱碱条件下的异构化　单糖对稀酸相当稳定，但在碱性溶液中能发生多种反应，产生不同的产物，异构化是其中的一种反应。单糖的异构化是室温下碱催化的烯醇化作用的结果。例如，D-葡萄糖在 $Ba(OH)_2$ 溶液中放置数天，溶液中就有 63.5% D-葡萄糖、21%D-果糖、2.5% D-甘露糖以及 10%不能发酵的酮糖和 3%其他物质。这是单糖在碱性水溶液中通过烯二醇中间物发生分子内原子重排的结果。如图1-5所示。

2. 单糖的氧化　单糖的游离醛基可在碱性溶液中被弱氧化剂（如各种重金属离子）氧化成羧基，产生醛糖酸。这种在碱性溶液中的测定，只能是对醛糖的定性和半定量测定，因为在碱性溶液中会引起糖碳架的断裂和分解。此外，许多酮糖（如果糖）在碱性溶液中能异构为醛糖，因而也具有还原性。药房出售的糖尿

病自测试剂盒就是采用此原理，所用试剂含柠檬酸、碳酸钠和硫酸铜，反应如下式所示：



其中，柠檬酸用作螯合剂，与 Cu^{2+} 络合以防止形成 $Cu(OH)_2$ 而使 Cu^{2+} 沉淀。

如果用硝酸银作氧化剂，将葡萄糖溶液均匀地涂布在干净的玻璃上，再加硝酸银溶液，银离子被还原成金属银并均匀地分布在玻璃上形成镜面，此反应称为银镜反应。

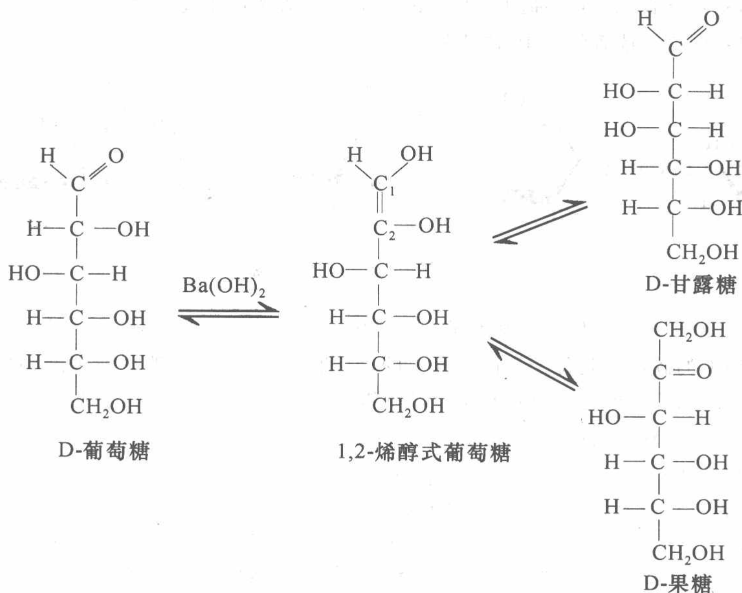
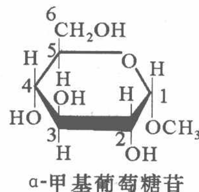


图 1-5　单糖在碱催化下的酮—烯醇互变异

3. 缩醛反应　单糖的半缩醛(酮)羟基能与醇或酚的羟基缩合脱水而成缩醛(缩酮)，称为糖苷(或苷)，也称为糖甙(甙)。例如葡萄糖与甲醇(CH_3OH)作用生成 α-甲基葡萄糖苷。半缩醛(酮)的羟基的糖部分称为糖基，与之缩合的“非糖”部分称为糖苷配基，其键称为糖苷键。糖苷的配基如果是糖，就缩合成双糖、寡糖和多糖。



α-甲基葡萄糖苷

4. 形成糖脎　糖的醛基、酮基与苯肼($C_6H_5NHNH_2$)反应产生稳定的糖脎。不同还原糖生成的脎，其晶体形状和熔点各不相同，如葡萄糖脎是一种黄色细针状晶体，麦芽糖脎是长薄片形。因此，成脎反应可用来鉴别多种还原糖。

5. 形成糖酯　糖的羟基可形成酯。在机体内有很多单糖与磷酸形成酯，如 1-磷酸葡萄糖、1,6-二磷酸果糖、ATP 等都是重要的代谢产物。

二、寡　糖

由 2 ～20 个单糖缩合而成的糖称为寡糖。现已发现，在某些激素、抗体、维生素和其他各种重要分子中都含有寡糖基。寡糖也存在于细胞膜表面，构成细胞膜表面的糖被，与细胞间的识别机制有关。自然界中最多的寡糖是双糖。

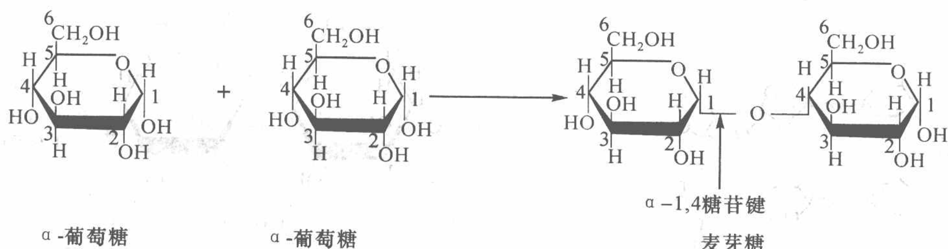
(一)双　糖

双糖有麦芽糖、蔗糖、纤维二糖、乳糖等。

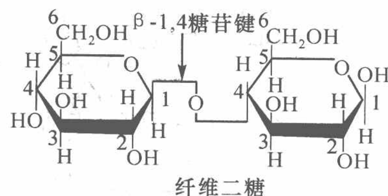
1. 两个葡萄糖分子在碳 1,4 位上缩合形成的双糖

(1)麦芽糖　麦芽糖是淀粉的重复结构单位，由两个 α-葡萄糖之间脱水构成。饴糖即是通过淀粉水解

得到的麦芽糖的浓缩物。具体是一个葡萄糖分子的1位C(α-1C)和另一葡萄糖分子的4位C(α-4C)连接，失去一分子水，形成α-1，4糖苷键，即成麦芽糖。在植物体中，这种从头合成的麦芽糖是不多的，主要来自于淀粉的水解，因此属于次生寡糖。所以麦芽糖通常只存在于发生淀粉水解的组织，如麦芽中；动物细胞中不存在麦芽糖。

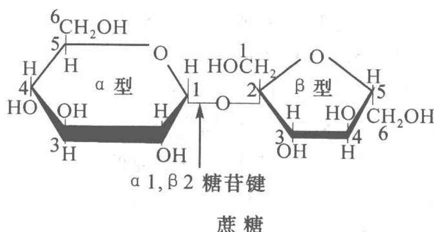


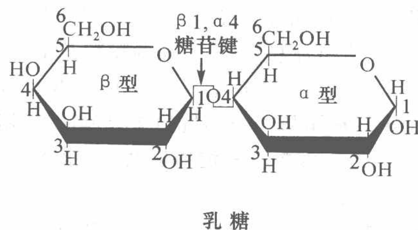
(2)纤维二糖　纤维二糖由两个β-葡萄糖分子缩合脱水，通过β-1，4糖苷键形成。纤维二糖是纤维素的重复结构单位，也属于次生寡糖。霉菌及草食动物肠道内有共生的纤毛虫和某些细菌，能分泌纤维素酶，可水解β-1，4糖苷键，人及大多数动物和酵母菌都没有纤维素酶。



2. 由葡萄糖与其他单糖分子缩合成的双糖

(1)蔗糖　食用的糖主要是蔗糖。甘蔗、甜菜、胡萝卜以及香蕉、菠萝等水果中都富含蔗糖，动物细胞中不存在蔗糖。一分子α-葡萄糖和一分子β-果糖缩合脱水即成蔗糖。将甘蔗榨成汁，加热浓缩即成红糖，结晶品就是白砂糖，再经重结晶即为冰糖，冰糖很纯，但丧失了原甘蔗汁中的营养成分，故食用红糖营养价值较高。白砂糖和冰糖即为蔗糖。





(2)乳糖　一分子β-半乳糖和一分子α-葡萄糖结合脱水即成乳糖。乳糖存在于哺乳动物乳汁中，人乳中5%～7%为乳糖，牛奶中4%为乳糖。

(二)其他寡糖

小分子糖中，除双糖外，还有由3～6个单糖结合而成的三糖、四糖等。例如，棉子、甜菜和桉树中的棉子糖是由3个单糖分子，即半乳糖、葡萄糖、果糖组成的三糖$C_{18}H_{32}O_{16}$。

三、多　糖

自然界数量最大的糖类是多糖。多糖分子是由很多单糖分子(通常为葡萄糖分子)缩合脱水而成的分支或不分支的长链分子，相对分子质量在3万到400万之间。

(一)同多糖

常见的同多糖有淀粉、纤维素和糖原等，由多个同一种单糖分子(如葡萄糖)缩合脱水而成。

1. 淀粉　淀粉是植物细胞中以贮藏状态存在的糖。淀粉分子的通式为$(C_6H_{10}O_5)_n$，n为α-D-葡萄糖分子的数目，从数百至数千不等。各葡萄糖分子的α-1C与相邻葡萄糖分子的α-4C连接，脱水形成糖苷键，而形成长度不等的链状分子，即淀粉分子。

根据链的分支与否，可将淀粉分为直链淀粉和支链淀粉两类。直链淀粉不分支，通常卷曲成螺旋形(图1-6)，通常有250～500个葡萄糖残基，相对分子质量从几千到500000不等。支链淀粉分子较大，相对分子质量在200000以上，可达100万。支链淀粉中的分支与主链之间的第一个键就是α-1，6糖苷键(图1-7)，支链淀粉约有1000个葡萄糖残基，一般每隔24～30个葡萄糖残基就有一个分支。一般的淀粉中都含有直链和支链两类分子，如马铃薯淀粉中22%是直链的，78%是支链的。但也有只含一种分子的，豆类如皱缩

豌豆种子的淀粉含直链淀粉高达98%，而糯米淀粉几乎全为支链淀粉。

直链和支链淀粉在理化性质上有明显差异：①直链淀粉不溶于水，仅少量溶于热水；而支链淀粉易溶于水，并形成胶体。所以天然淀粉溶液中支链淀粉是直链淀粉的保护胶体。②直链淀粉遇碘分子(I_2)变为深蓝色，支链淀粉遇碘分子变棕红色，这是鉴定淀粉的简便方法。

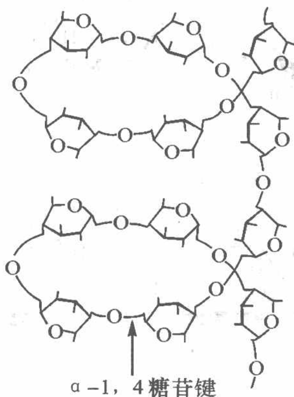


图 1-6　直链淀粉，示螺旋形分子

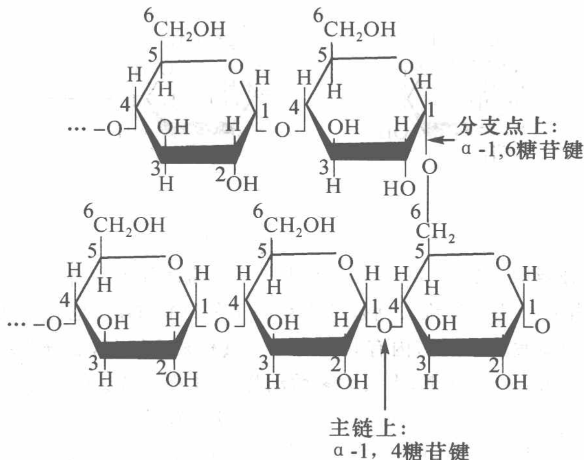


图 1-7　支链淀粉中葡萄糖结合方式
（示分支处的α-1,6-糖苷键）

当碘分子(I_2)与淀粉相遇时，淀粉分子链每一圈可容纳一个I_2，通过朝向圈内的羟基上的氧与碘之间的相互作用形成稳定的蓝色的"淀粉—碘"络合物。产生特征性的蓝色需要约36个即6圈的葡萄糖残基，因此支链淀粉、直链淀粉，以及不同的糊精与I_2之间形成的络合物呈色不一。

淀粉在酸或淀粉酶作用下被逐步水解，先生成分子大小不一的中间产物，统称糊精，再水解成麦芽糖，最后为葡萄糖。糊精依分子质量的递减，与碘作用呈现由蓝紫色、紫色、红色到无色。

	淀粉→	→淀粉糊精→	→红糊精→	→消色糊精→	→麦芽糖→	→葡萄糖
遇碘分子显色：	蓝色	蓝紫色	红色	不显色	不显色	不显色

2. 糖原　糖原是动物细胞中贮存的多糖，又称动物淀粉。糖原也是由葡萄糖通过α-1,4糖苷键连接而成的，但糖原的分支比支链淀粉多，主链每隔8～12个葡萄糖残基就有一个分支，每个分支约有12～18个葡萄糖分子(图1-8)。如肝糖原主链约有5000个葡萄糖单位，它的分支程度更高，分支链更短，平均每8～12个残基发生一次分支。糖原在水中的溶解度大于淀粉，遇碘变为红褐色。



图 1-8　糖原分子示意图

3. 纤维素　纤维素是生物圈中最丰富的有机物，约占植物界碳素总量的50%以上，是植物和某些真菌细胞壁的主要结构物质，也是海洋无脊椎动物被囊类的重要成分，甚至有人报道在人的结缔组织中也有少量纤维素存在，但不作为主要的结构物质。

纤维素分子由10000～15000个β-D-葡萄糖残基通过β-1,4糖苷键连接而成，呈不分支直链，直链彼此平行，羟基之间形成氢键，再加上半纤维素、果胶和木质素的黏结作用，使得完整的纤维具有坚硬和不溶于水的性质。这也是纤维素和直链淀粉、支链淀粉、糖原的一个主要不同之处，后三者都是由α-D-葡萄糖缩合而成的。纤维素水解时产生纤维二糖，再进一步水解成β-D-葡萄糖。

纤维素的β-1,4糖苷键水解需要纤维素酶。人没有纤维素酶，不能消化纤维素。但食物中纤维素成分能刺激肠道蠕动，减少癌的发生，因而是重要的。在酸或碱的作用下，纤维素可以水解成葡萄糖：

纤维素→纤维素糊精→纤维二糖→葡萄糖

4. 壳多糖　壳多糖又称几丁质、甲壳质，是自然界中第二类最丰富的多糖，是昆虫和甲壳类外骨骼的主要成分。它的结构与纤维素极为相似(图1-9)。所不同的是，壳多糖的基本组成单位是葡萄糖胺，即糖的C_2上的羟基被乙酰化的氨基所取代。也就是说，壳多糖是N-乙酰D-氨基葡萄糖胺的同聚物，相对分子质

量可达数百万。近年来,实验证明,壳糖胺具有增强人体免疫功能等保健作用。

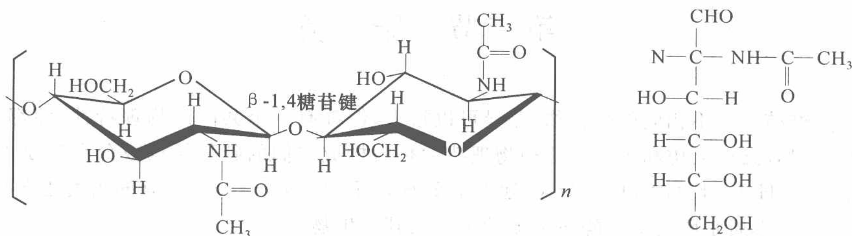


图 1-9　壳二糖(左)和 N-乙酰 D-氨基葡萄糖胺(右)

(二)杂多糖

由两种以上单糖分子构成的多糖称为杂多糖。天然杂多糖部分水解后,可以得到片段较大的同多糖。生物合成过程中先是合成同多糖,然后与另一种单糖进一步形成糖苷键,最终形成杂多糖。

1.果胶类物质　果胶类物质是植物细胞壁的组分,主要存在于中胶层和初生壁中。果胶类物质可分为原果胶、果胶酯酸和果胶酸。从结构角度看,果胶类物质包括两种酸性多糖(聚半乳糖醛酸和聚 L-鼠李糖半乳糖醛酸)和三种中性多糖(阿拉伯聚糖、半乳聚糖和阿拉伯半乳聚糖)及其衍生物。羧基不同程度被甲酯化的线形聚半乳糖醛酸和聚 L-鼠李半乳糖醛酸称为果胶,羧基大部分被甲酯化的果胶称为果胶酯酸。当水果成熟或采集后的成熟过程中,在原果胶酶(或人为用稀酸或较长时间加热)的作用下,水不溶性的原果胶转变为水溶性的果胶(或果胶酯酸),使果实软化。果胶经果胶酯酶的去甲酯化转变为无黏性的果胶酸,此时果实则变成软病状态。果胶作为凝固剂用于糖果和仪器工业中。

2.琼脂　琼脂是一种海藻多糖,又称洋菜。琼脂水解产物的组分中有 D-半乳糖(40%),L-半乳糖(40%),硫酸酯(3%)和丙酮酸(2%)。琼脂是琼脂胶和琼脂糖的混合物。琼脂不溶于冷水而易溶于热水,同时也不被微生物所分解和利用,所以是微生物固体培养基的常用介质。1%~2% 琼脂水溶液冷却后就成为凝胶。

3.半纤维素和树胶　它们是高等植物细胞壁的成分之一。半纤维素被定义为"碱溶性的植物细胞壁多糖",因此用碱处理可使半纤维素与纤维素分离。构成半纤维素的单糖基有木糖、阿拉伯糖、果糖、葡萄糖、甘露糖、半乳糖、鼠李糖及糖醛酸等。有的半纤维素由一种单糖构成,有的则由多种单糖构成。半纤维素多数是呈支链的。

树胶通常不与纤维素结合,能溶于水并形成极黏稠的溶液。树胶也是由多种单糖构成的、结构比半纤维素还要复杂的一类多糖化合物。桃树、马尾松茎干上或树枝伤口处的分泌物就是典型的树胶。

4.糖蛋白与蛋白多糖　按多糖与蛋白质(或多肽)分子大小的相对比例,糖与蛋白质的复合物可分为糖蛋白和蛋白多糖两大类。糖基与多肽间可有两种共价键:N—苷键和 O—苷键。糖基还原端的半缩醛羟基与肽链上酰胺 R 基上的—NH_2 脱水成键为 N—苷键;与肽链上苏、丝氨酸等 R 基上的—OH 脱水成键为 O—苷键。很多蛋白质都带有糖,如:①质膜上的糖蛋白:血型(A、B、O)抗原、组织相容性抗原、很多膜上的受体蛋白等。②消化道上皮细胞分泌的黏液:胃黏蛋白、颌下腺黏蛋白等。③细胞分泌的各种激素蛋白和血浆蛋白。

在蛋白质的折叠、缔合、运输和分泌以及分子和细胞之间的识别等过程中,糖蛋白的糖链都起着重要的作用。以下是几种糖蛋白的具体作用:

(1)血型物质　它们以糖蛋白或糖脂的形式存在。人类 ABO 血型系统的不同血型之分,取决于血型决定簇,即膜蛋白或膜脂上的寡糖链;基因表达的直接产物是专一性的糖基转移酶,由这些转移酶实现血型决定簇的合成。

(2)精卵的识别　在哺乳动物的卵细胞外表面有一层透明的糖蛋白外衣,称透明带,其糖链部分可被精子识别(有物种特异性),识别后精子和卵子就结合在一起,引发精子头部的顶体释放蛋白酶和透明质酸酶,致使透明带水解,精卵质膜融合,精子核进入卵内。

(3)补体的溶细胞作用　补体是血清中由许多酶组成的酶系,它被与抗原结合后的抗体暴露出的寡糖链激活以后可以溶解细胞,包括白细胞、红细胞、细菌和病毒。因此它既有保护机体作用,又有损伤机体的可能。

5.糖脂与脂多糖　这是广泛存在于动物、植物和微生物中的脂类与糖(或低聚糖)结合的一类复合糖。糖脂由糖类与脂类分子形成,主要存在于细胞膜,特别是暴露于膜表面的糖脂和糖蛋白是细胞识别的分子基础。脂多糖主要是革兰氏阴性细菌细胞壁所具有的复合多糖,种类甚多。

第三节 脂 类

脂类包括一群结构互不相同的化合物，差异可以很大，但都有一个共同的物理特性，即都不溶于水，能溶于非极性溶剂，如乙醚、氯仿和苯中。这种物理特性是由构成它们的碳氢结构成分所决定的。脂类的主要组成元素也是C、H、O，但H∶O和C∶O远大于2，所以不同于糖类。此外，有的脂类还含有P和N。绝大多数脂质，其化学本质是脂肪酸和醇所形成的酯类及其衍生物。

一、脂类物质的分类

根据化学结构和组分，脂类又可分为单纯脂质（包括中性脂肪和油、蜡）、复合脂质（包括磷脂、糖脂）和异戊二烯系的脂质（包括萜类、类固醇）。

（一）单纯脂质（单脂）

单脂指由脂肪酸与醇基形成的酯。甘油和三个脂肪酸形成的酯称为甘油三酯，又称中性脂肪或油；而由长链脂肪酸与长链醇或固醇形成的酯称为蜡。

1. 中性脂肪和油

（1）脂肪酸的结构特点和性质　在生物体内分离出来的脂肪酸有百余种之多（表1-2），大部分脂肪酸都以结合形式存在，如脂肪、磷脂、糖脂等；但也有少量的游离脂肪酸存在于组织和细胞中。

表1-2 常见的中性脂肪及油中所含的脂肪酸

名　称	分子式(R—COOH)	碳数	熔点(℃)	常温下的状态
饱和酸：				
硬脂酸	$CH_3(CH_2)_{16}COOH$	18	69.6	固态
软脂酸	$CH_3(CH_2)_{14}COOH$	16	63.1	固态
不饱和酸：				
油酸	$CH_3(CH_2)_7CH{=}CH(CH_2)_7COOH$	18	13.4	液态
亚油酸	$CH_3(CH_2)_4CH{=}CHCH_2CH{=}CH(CH_2)_7COOH$	18	−5	液态
亚麻酸	$CH_3CH_2CH{=}CHCH_2CH{=}CHCH_2CH{=}CH(CH_2)_7COOH$	18	−11	液态
花生四烯酸	$CH_3(CH_2)_4CH{=}CHCH_2CH{=}CHCH_2CH{=}CHCH_2CH{=}(CH_2)_3COOH$	20	−49.5	液态

①脂肪酸的结构特点和物理性质　天然脂肪酸分子的碳原子数几乎都是偶数，这是因为在生物体内脂肪酸是以二碳单位（乙酰CoA）为原料合成的；每个脂肪酸分子的碳原子数目大多在12～24个之间，尤其是16和18个碳原子的脂肪酸分子最多。奇数碳原子数的脂肪酸在陆地生物中含量极少，但在某些海洋生物中有相当量存在。

脂肪酸分为饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸两类。饱和脂肪酸的碳链上没有双键和三键，不饱和脂肪酸的碳链上至少有一个双键（表1-2）。饱和脂肪酸分子可以伸直（图1-10），紧密并列如晶体状，需较多热能才能使之散开，故熔点高，在室温下为固态。动物脂肪大多富含饱和脂肪酸，如硬脂酸。猪的脂肪中油酸占50%左右，其余均为饱和脂肪酸（图1-10），故在室温下为固态。细菌所含的脂肪酸绝大多数也是饱和的。

植物界特别是高等植物以及生活在低温环境中的变温动物，其体内的不饱和脂肪酸比饱和脂肪酸更丰富。不饱和脂肪酸的双键部分可扭曲成小弯，分子不能紧密排列，易于散开，因而熔点低，在室温下为液态。人的脂肪中油酸约占70%，在17.5℃熔化，故在体内呈液态。植物油含大量油酸和亚油酸，故在常温下为液态。

②脂肪酸的化学性质及自由基　在碱性条件下，脂肪酸可与NaOH或KOH发生皂化反应生成钠盐或钾盐。不饱和脂肪酸（游离的或油脂中的）能与氢或卤素发生加成反应而成为饱和状态。天然油脂长时间

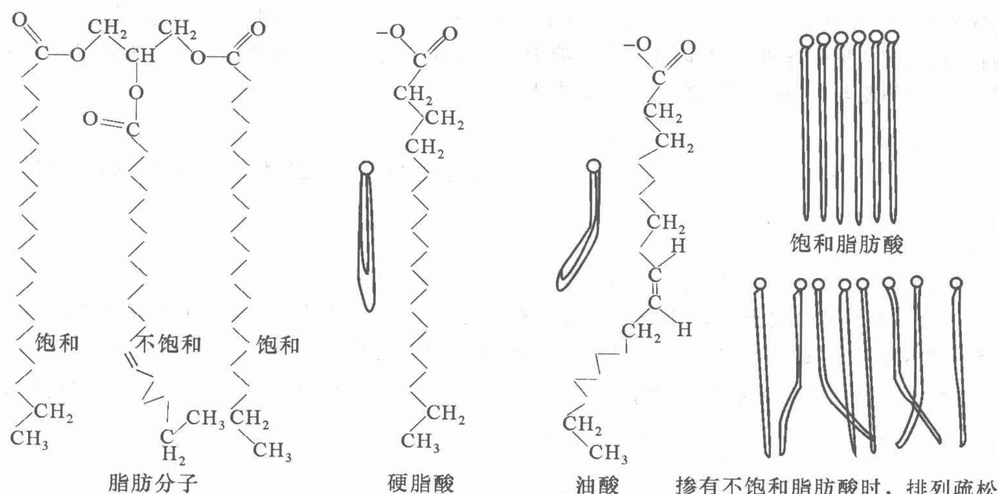


图 1-10　脂肪和脂肪酸

暴露在空气中会产生难闻的气味，这种现象称为酸败。

酸败是由于油脂中不饱和脂肪酸发生自动氧化，产生过氧化物，并进而降解成挥发性醛、酮、酸的复杂混合物的结果。脂肪酸的自动氧化作用是活性氧参与的自由基链反应。这里说的自由基是指含有奇数价电子并因此在一个轨道上具有一个不成对电子的原子或原子团。产生自由基的途径有很多，但一般是由分子或离子的均裂获得的，可用下式表示：



$$A:B \longrightarrow A\cdot + \cdot B$$

式中 A∶B 是指 A 和 B 两个原子或原子团之间通过一个共价键（∶）形成的分子，A·和·B 是表示各带一个未成对电子的自由基。例如，紫外线或电离辐射等可引起共价键均裂产生自由基：



$$H_2O \longrightarrow H\cdot + \cdot OH$$



$$H_2O_2 + Fe^{2+} \longrightarrow Fe^{3+} + \cdot OH + OH^-$$

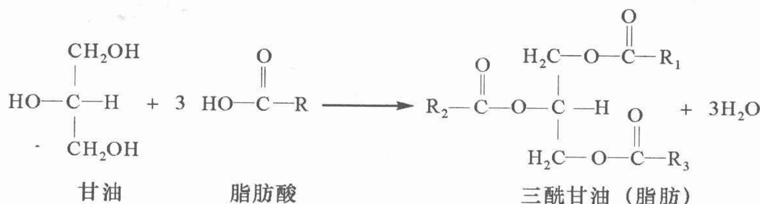
脂类的过氧化要求脂肪酸是不饱和的，其分子中双键两端的两个甲基（称亚甲基）上的氢比较活泼，容易形成未成对电子，产生脂类自由基。

自由基很活泼，所以对机体的破坏性是很大的，它破坏不饱和脂肪酸、蛋白质、核酸，以致影响到细胞的正常功能和代谢，引起细胞代谢失常，细胞萎缩和死亡，机体也就出现各种疾病和衰老。

③必需脂肪酸　对于哺乳动物和人，至少有 2 种脂肪酸（亚油酸和亚麻酸）是必需脂肪酸，哺乳动物和人不能自己合成，只能从外界摄取。动物脂肪由于含饱和脂肪酸多，对心血管有不利影响，以少食为宜。

(2)中性脂肪和油的结构与物理性质　两者都是由甘油（醇）和脂肪酸结合而成的酯，如果脂肪酸是饱和的酯称为中性脂肪；如果脂肪酸是不饱和的酯称为油。

甘油分子有 3 个—OH，每个—OH 和一个脂肪酸的—COOH 脱水结合而形成一个酯键，就成为一个脂肪分子，如下面的反应式所示，其中 R 代表脂肪酸的碳氢链：



一个脂肪分子中的 3 个脂肪酸可相同，也可不同，所以脂肪的种类多种多样。中性脂肪或油的 3 个脂肪酸大多是各不相同的；少数是 2 个相同，一个不同；极少是 3 个都相同的。由于脂肪分子没有极性基团，所以称为中性脂肪，中性脂肪是高度疏水的。

2.蜡　蜡是由长链脂肪酸（14～36 个 C，饱和的）和长链一元醇（16～30 个 C）或固醇形成的酯。简单

蜡酯的通式为 RCOOR′，实际上天然的蜡是多种蜡酯的混合物。由于一分子蜡只有头部（酯基部分）是微极性的，两条长烃链的尾是非极性的，因而完全不溶于水。皮肤表面、毛、羽、植物叶及果实表面以及昆虫体表都有蜡覆盖，使细胞与外界严密隔离，防止细胞失水。

（二）复合脂

复合脂是指除含有脂肪酸和醇以外，还有其他非脂分子参与合成的酯，如磷脂、糖脂和鞘糖脂等，它们是细胞膜的重要成分之一。

1. 磷脂类

(1)磷脂类分子的结构　磷脂几乎全部存在于细胞的膜系统中，在脑、肾、心、骨髓、卵及大豆细胞中含量最高。磷脂又称甘油磷酸脂，和脂肪分子组成的不同之处在于：甘油的一个 α-羟基不是和脂肪酸而是和磷酸结合成酯，即磷脂酸。磷脂酸是最简单的磷脂，在细胞中含量甚少，但它是其他磷脂合成的中间产物。细胞中的磷脂，大多比磷脂酸复杂，即磷脂酸分子式（图 1-11）中的 H 为含氨基的醇，如胆碱、胆胺、丝氨酸等所取代，则分别成为卵磷脂、脑磷脂、丝氨酸磷脂等。

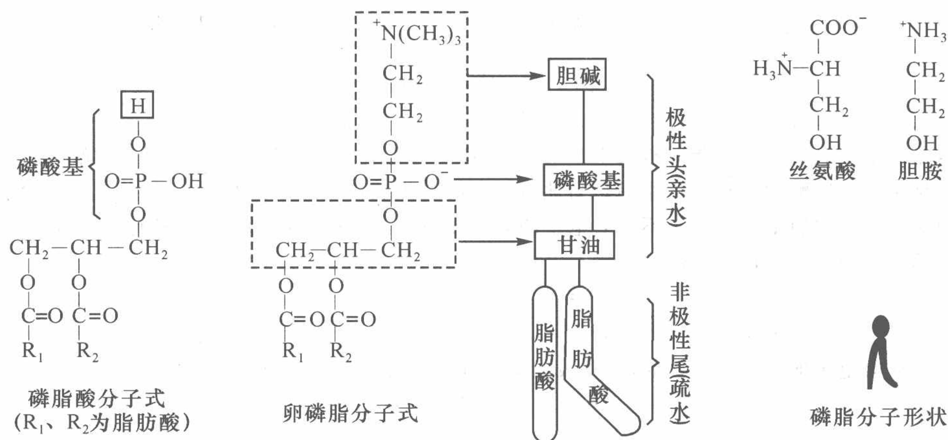


图 1-11　卵磷脂分子式（将胆碱换成胆胺即为脑磷脂；换成丝氨酸即成丝氨酸磷脂）

卵磷脂为白色蜡状物质，易溶于乙醚、乙醇等有机溶剂，还大量存在于脑、卵黄、红细胞、肾上腺和精液中。脑磷脂与血液凝集有关。丝氨酸磷脂还存在于脑中。

(2)磷脂类分子的结构特点

①脂肪酸链的特点　通常磷脂分子中的 2 个脂肪酸总有一个是不饱和的，因此 2 个脂肪酸链不是平行并列的，其中一个（不饱和脂肪酸）总是在双键处有折弯，如图 1-11，12 所示。

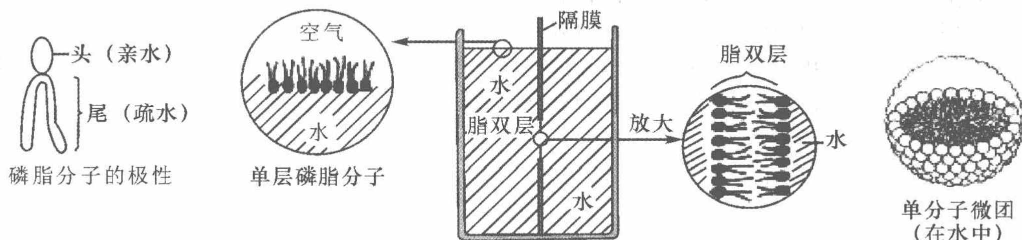


图 1-12　磷脂分子的极性

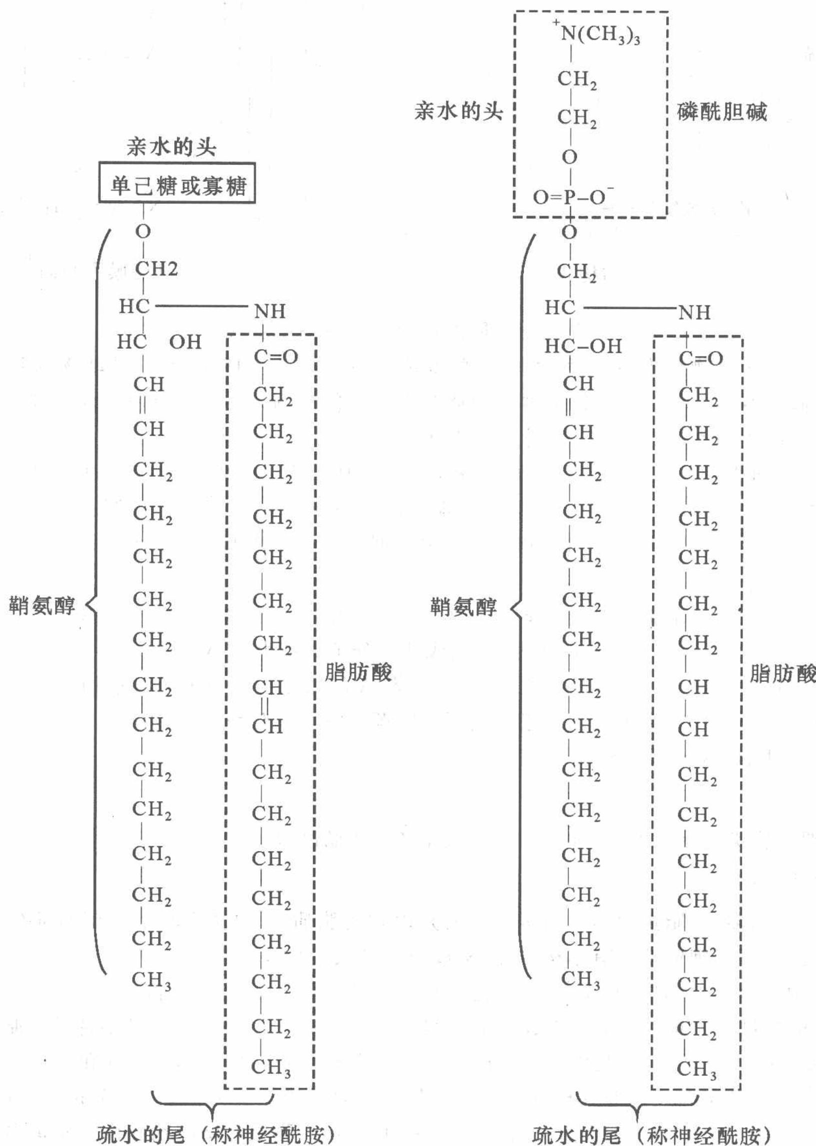
②磷脂类分子的极性　磷脂分子由于有磷酸和与之相连接的含氨基的化合物，因而是有极性的分子（图 1-11，12）；它的磷酸一端为极性的头，是亲水的；它的 2 个脂肪酸的烃链是非极性的尾，是疏水的。如将磷脂放在水面上，磷脂分子都将以亲水的头和水面相接，而疏水端的尾露在水面之上，成一单分子层（图 1-12）。如将磷脂放入水中，磷脂分子则会形成单分子微团（图 1-12）。如在水中置一隔膜，磷脂分子能在隔膜小孔处形成双分子层（图 1-12）。细胞各种膜的形成、结构和特性，都与磷脂分子的极性特点有关。这些

将在第二章中介绍。

2. 糖脂类　糖脂就是通过单己糖和二己糖等寡糖分子的半缩醛羟基以糖苷键与脂质连接而成的化合物，并因醇成分的不同，又分为鞘糖脂和甘油糖脂，此外还有由类固醇衍生的糖脂。与磷脂类相比，鞘糖脂类分子都不含磷酰胆碱或胆胺等而有单己糖或寡糖，并且鞘糖脂分子中没有甘油而有鞘氨醇。

3. 鞘糖脂类　鞘糖脂类分子由一分子的亲水基团、一分子的脂肪酸和一分子的鞘氨醇或其衍生物组成，都具有一个亲水的头部和两个疏水的尾部(称为神经酰胺)。鞘糖脂类又可分为三类：鞘磷脂类、脑苷脂类及神经节苷脂类。

鞘糖脂和鞘磷脂中的鞘氨醇和脂肪酸有多种类型，C 原子数都有十几至二十几个之多，都是疏水的。



鞘糖脂的结构(左)和鞘磷脂的结构(右)

(三)异戊二烯系的脂质

异戊二烯系的脂质一般不含有脂肪酸，包括类固醇和萜类及其衍生物。类固醇有胆酸、性激素、肾上腺皮质激素等。萜类有胡萝卜素、视黄醛、香精油、天然橡胶等。

1. 类固醇　这是一类具有特殊芳香族结构的物质，它们不含脂肪酸，但它们的理化性质与脂肪相近。

它们不溶于水，而易溶于非极性的有机溶剂，所以习惯上将它们和脂类放在一起。类固醇分子的基本结构是一具有 4 个碳环构成的环戊烷多氢菲。最熟知的类固醇是在环戊烷多氢菲上连有一条碳氢链的胆固醇（图 1-13）。

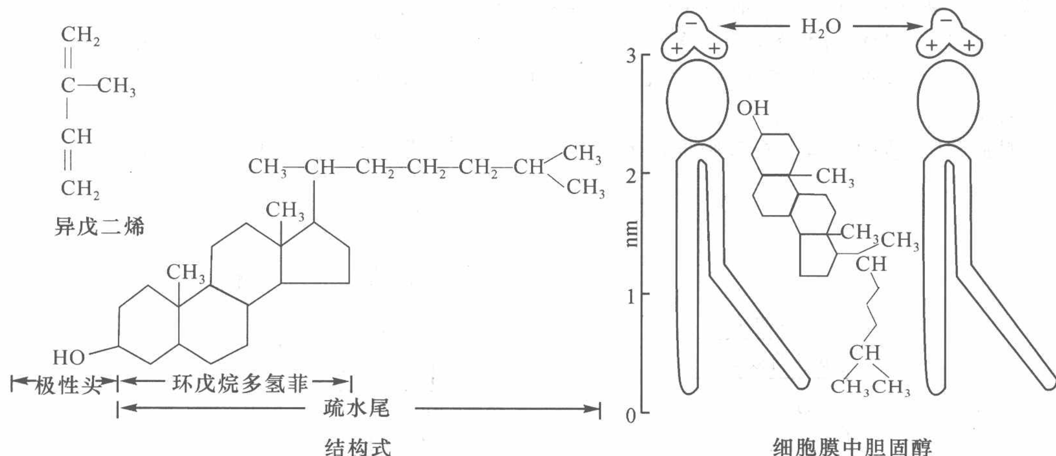


图 1-13　胆固醇（胆甾醇），一种类固醇

胆固醇：只存在于动物细胞中，又称动物固醇，具有十分重要的生理功能：①是动物细胞膜的组成成分（图 1-13）。在哺乳动物的细胞膜中，胆固醇与磷脂具有同等的比例。②胆固醇还是合成许多生物化学物质的原材料，如胆固醇类激素、维生素 D、胆汁酸的前体。

植物很少含胆固醇，但含有植物固醇，如 β-谷固醇、豆固醇、菜油固醇，真菌有麦角固醇和酵母固醇等。在结构上这些固醇与胆固醇极为相似。植物固醇很少被人的肠道吸收，并还能抑制肠对胆固醇的吸收。

2. 萜类　从结构上看，萜类（图 1-14）和类固醇很相似。萜类不含脂肪酸，而是由不同数目的异戊二烯连接而成的分子。

（1）类胡萝卜素　植物细胞中的类胡萝卜素属于萜类，由 8 个异戊二烯分子构成。β-胡萝卜素是一种重要的类胡萝卜素。β-胡萝卜素分子裂解为二，就成 2 个分子的维生素 A。

（2）视黄醛　视黄醛属于另一种萜类物质，是维生素 A 的氧化物。视黄醛对动物的感光活动有非常重要的作用。软体动物、昆虫和脊椎动物的眼虽然不是同源器官，却都含有视黄醛。

（3）维生素 A、D、E、K 也属于萜类。

（四）衍生脂

衍生脂主要指脂类的水解产物，如脂肪酸及氧化产物脂肪醛等。

（五）结合脂类

结合脂类包括脂多糖、脂蛋白等。脂多糖一般是由称为脂质 A 的复脂和杂多糖两部分共价连接而成的，是革兰氏阴性细菌细胞壁的特有结构成分，构成外膜外表面的主要物质，并赋予这类细胞以亲水表面。此外，从破裂细菌内释放出来的脂多糖对哺乳动物有毒性效应，因此又称脂多糖为内毒素。脂质 A 由 β-1，6 糖苷键相联的 D-氨基葡萄糖双糖组成骨架；骨架上的—OH 及—NH_2 可携带多种长链脂肪酸和磷酸基团，有种属细菌的特异性。脂质 A 是内毒素的毒性和生物学活性的主要组分，其毒性和活性无种属特异性。

脂蛋白是由脂质和蛋白质以非共价键（疏水键、范德华力和静电引力）结合而成的复合物，广泛存在于血浆和生物膜上。脂蛋白中的蛋白质部分称为载脂蛋白，可作为脂质的增溶剂和作为脂蛋白的受体的识别部位。血浆脂蛋白是血液中脂质的运输形式。能参与形成脂蛋白的脂质包括：脂肪酸、磷脂、脂肪、胆固醇和胆固醇酯等。

有的资料将上述第三、四、五类的脂统称为衍生脂类。

二、脂类的生物学功能

脂类按其功能分：①贮存脂质，包括脂肪和蜡。蜡是海洋浮游生物的主要贮能物质。②结构脂质，包括

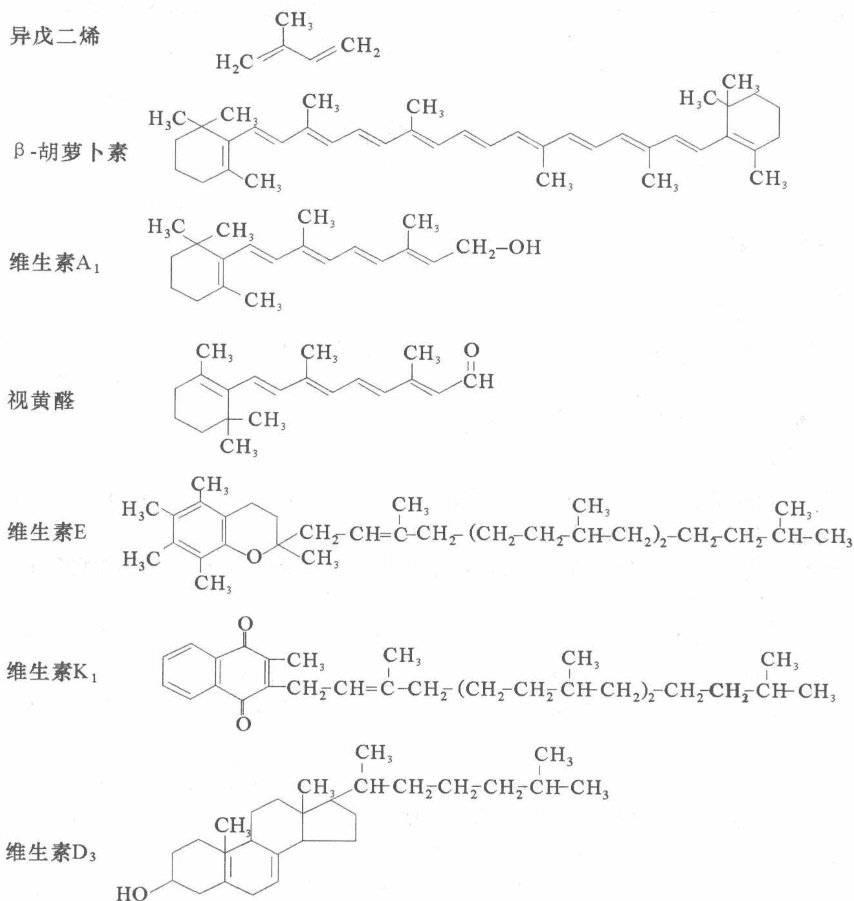


图 1-14　萜类的主要化合物的结构式

磷脂、糖脂和胆固醇。③活性脂质，包括类固醇激素，脂溶性维生素等。脂类的功能具体表现在以下几个方面：

1.生命活动所需能量的重要来源　脂肪氧化时产生的能量约2倍于同质量的糖氧化时释放的能量，所以细胞贮存脂肪比贮存糖经济得多；同时，脂肪高度不溶于水，因而可以在水中大量积累而作为能量的主要贮存形式。例如：在人体内以糖原形式贮存的能量不够一天的需要，而贮存的脂肪可以供给一月之需，尤其是肥胖者；青蛙在冬眠前将营养物质转化成脂肪作为能源贮存起来供冬眠时利用。

2.生物膜的重要组成成分　磷脂类和胆固醇参与细胞膜的构成，具体见第三章。

3.参与细胞识别　这是糖脂的功能。

4.构成生物表面的保护层　如皮肤和羽毛以及果实外表的蜡质。

5.是很好的绝缘材料　动物皮下脂肪可以防止体内热量过度散失而具有保持正常体温的作用。

6.其他生理学功能

(1)维生素A、D、E、K以及多种光合色素(如类胡萝卜素等)都属于脂类物质。维生素是生物体正常生命活动所必需的，光合色素具有吸收并传递光能的作用。

(2)性激素和肾上腺皮质激素等是动物体生命活动的调节物质。

(3)有的脂类是一些酶的辅助因子或激活剂，可以作为电子载体和糖基载体，促使电子和糖基的转移。

(4)有的脂类是细胞内的信使。如磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸(PIP2)，称为第二信使。信号分子可分为两类：

第一类：亲脂性信号分子　如甾类激素和甲状腺激素，它们有亲脂性大、疏水性强的特点，可以直接穿过细胞膜进入细胞，与细胞质或核中的受体结合，形成激素—受体复合物，调节基因表达。

第二类:亲水性信号分子 包括神经递质、生长因子等大多数激素,它们不能透过靶细胞膜的脂双层,只能与靶细胞表面受体结合,再经信号机制,引起靶细胞的应答反应。

第四节 蛋白质

一、蛋白质的一般特性

(一)蛋白质的含量

蛋白质是细胞和生物体的重要组成成分。细胞干重的一半左右是蛋白质,一个哺乳动物的细胞包含约1万种100亿个蛋白质分子。肌肉、皮肤、血液、毛发的主要成分都是蛋白质。生物膜中蛋白质的含量约占60%~70%。植物体由于有丰富的纤维素,蛋白质含量相对略少。

(二)蛋白质的作用

在生物界中,蛋白质的种类估计在10^{10}~10^{12}数量级,如此众多的蛋白质无疑保证了它在生物体内发挥多种多样的功能。其主要作用可概括如下:

1.结构的成分 这类蛋白质多数是不溶性的纤维状蛋白,称为结构蛋白。它给细胞和组织提供强度和保护。如α-角蛋白、胶原蛋白等。

2.调节功能 这类蛋白质能调节其他蛋白质执行生理功能,称为调节蛋白。有些调节蛋白直接调节生物体的代谢活动,如胰岛素、生长激素和胸腺激素等都是蛋白质;有的调节蛋白还参与基因表达的调节。

3.催化功能 在细胞和生物体内各种生物化学反应中起催化作用的酶大多也是蛋白质。酶是蛋白质中最大的一类。目前发现的酶有3000多种。

4.防御和进攻功能 这类蛋白有抵抗病原体感染的抗体、补体、淋巴因子,有凝血酶和纤维蛋白原的血液凝固蛋白,还有像蛇毒、蜂毒、神经毒蛋白、植物和细菌毒素等都是生物攻防的有效武器。

5.运动功能 机体的运动能力如肌肉收缩、细胞游走等都是某些蛋白质所赋予的。肌肉的收缩依靠肌动蛋白、肌球蛋白,鞭毛、纤毛的摆动依靠微管蛋白,此外还有驱使细胞内小泡、颗粒和细胞器沿微管轨道移动的动力蛋白和驱动蛋白。

6.转运功能 例如血红蛋白有转运氧气的作用,膜转运蛋白能帮助相关物质过膜运输,线粒体内膜和叶绿体的类囊体膜上的电子传递体也是蛋白质。

7.信号传递 如含氮类激素(如胰岛素)就是通过细胞膜上的相应受体(属于蛋白质)传递信号到细胞内部来调节细胞内代谢活动的。

8.供能作用 在生物体内糖类和脂肪供给不足的情况下,蛋白质还有供能的作用。

此外,细胞膜上的某些蛋白质有抗原或受体的作用,因而有细胞识别的功能。总之,蛋白质种类的多样化,使蛋白质的功能非常复杂,因而与核酸一起成了生命的物质基础和存在方式。

(三)蛋白质的相对分子质量

蛋白质属于生物大分子,相对分子质量范围约为6000~6000000或更大。牛胰岛素是小分子蛋白质,相对分子质量只有5700,牛胰中核糖核酸酶相对分子质量为12600,人血红蛋白为64500,蜗牛蓝蛋白为6600000。无论多大的蛋白质分子,其基本组成单位都是氨基酸。

(四)蛋白质的元素组成

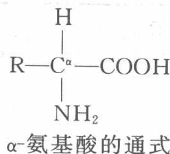
经元素分析,蛋白质一般含C:50%~55%,H:6%~8%,O:20%~23%,N:15%~18%,S:0~4%。其中N的含量在各种蛋白质中都比较接近,平均为16%。有些蛋白质还含有微量的P、Fe、Zn、Cu、Mo、I等元素。因此,一般可通过测定生物样品中的N含量,粗略地计算出其中蛋白质的含量。

二、氨基酸

(一)氨基酸的结构和类型

1.α-氨基酸的结构及旋光性 有些氨基酸是蛋白质的结构单位。至少含有一个氨基和一个羧基的有

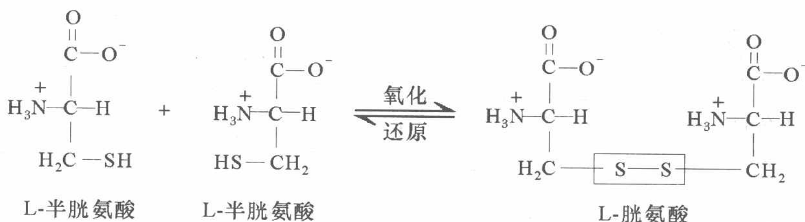
机小分子化合物，称为氨基酸。在组成蛋白质的氨基酸中，除脯氨酸及其衍生物外，在结构上有一个共同的特点：在与羧基（—COOH）相连的碳原子（α碳原子）上都有一个氨基，因而称为α-氨基酸；这些氨基酸的不同之处在于它们的侧链，即右式中的R各有不同。R基团（或称侧链）的结构、长短和电荷的不同决定各种氨基酸在溶解度以及其他特性上的差异。侧链中如有碳原子，则按顺序排列为β、γ、δ…碳原子。除甘氨酸外，酪氨酸和各种α-氨基酸的α-碳原子都是不对称的，因而都具有旋光性。生物界各种蛋白质中的氨基酸几乎全部是L-氨基酸，含D-氨基酸的极少（一些细菌的细胞中的短肽和个别抗生素含有D-氨基酸）。



α-氨基酸的通式

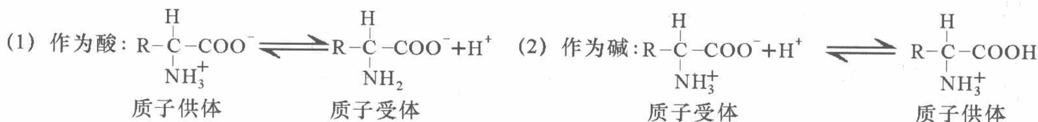
2.类型　天然氨基酸已发现有180多种，其中参与蛋白质合成的氨基酸有30多种，称为蛋白质氨基酸；其他150多种都是不参与蛋白质组成的氨基酸，被称为非蛋白氨基酸。蛋白质氨基酸可分为常见的和不常见的。不常见的蛋白质氨基酸也存在于某些蛋白质分子中，它们都在已合成的肽链上由常见的氨基酸经专一的酶催化的化学修饰转化而来的，如5-羟赖氨酸和4-羟脯氨酸存在于结缔组织的胶原蛋白中，肌球蛋白中含有几种甲基化的氨基酸，等等。非蛋白氨基酸以游离态或结合态存在于各种组织和细胞中，这些氨基酸大多是蛋白质氨基酸的衍生物，也有一些是β-、γ-、δ-氨基酸，或是D-型氨基酸，如鸟氨酸、瓜氨酸、γ-氨基丁酸、β-丙氨酸等。

常见的蛋白质氨基酸只有20种（更确切地说为19种氨基酸和1种亚氨基酸即脯氨酸）。根据R基团或侧链的特性，常见蛋白质氨基酸可分为5类，见表1-3。其中，①的6种氨基酸都是疏水的，这些疏水氨基酸残基在蛋白质分子中往往折叠到大分子的内部而远离水相；在强疏水环境中，例如，在细胞膜的脂层中就暴露在大分子的外面而与脂类分子相邻。甘氨酸实际没有侧链，它们往往位于蛋白质分子内部狭窄的角落处，使蛋白质链能够在这里紧密缠绕或折叠，因而在蛋白质分子形成特定的构象中显得特别重要。②的三种氨基酸无极性，比较疏水。③④⑤的11种氨基酸具有极性，都是亲水性的，蛋白质分子含有这些氨基酸残基的部分在水相中大多露在大分子表面与水接触。半胱氨酸能形成二硫键（—S—S—），有稳定蛋白质分子构象和使蛋白质分子折叠起来的作用。R基含有羟基（—OH）或氨基（—NH_2）的氨基酸残基，在蛋白质分子内部的不同氨基酸残基之间可形成氢键，有稳定蛋白质分子构象的作用。



（二）氨基酸的酸碱性质和等电点

1.氨基酸的酸碱性质　对于含有一个氨基酸和一个羧基的α-氨基酸来说，在中性水溶液中或固体状态下主要是以两性离子的形式存在的。由于氨基酸上同时含有氨基和羧基，在水溶液中它既是酸，能供质子，又是碱，能接受质子，因此氨基酸是两性电解质。这种性质可用下式表示：



2.氨基酸的等电点　根据上述分析和化学平衡原理可知，氨基酸的解离方式取决于其所处环境的pH值，调节溶液pH值就可使氨基酸表现出各种带电形式。当溶液在某特定的pH时，氨基酸主要以两性离子形式存在，在溶液中所带的净电荷为零，即一个氨基酸所带正电荷与负电荷数相同，这时虽在电场作用下，它也不会向正极或负极移动，这时溶液的pH值称为该氨基酸的等电点，常用pI表示。每一种氨基酸都有特定的pI。

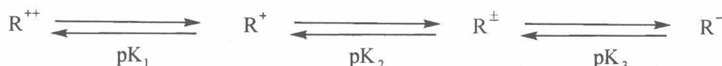
表 1-3　合成蛋白质的 20 种氨基酸分类(pH=7 时)

R 特点	氨基酸	侧链(R)	
①R为H或烷烃基团的氨基酸	甘氨酸(Gly)		$H-CH(NH_3^+)-C(=O)-O^-$
	丙氨酸(Ala)	CH_3-	
	缬氨酸(Val)	$(H_3C)_2CH-$	
	异亮氨酸(Ile)	$CH_3-CH_2-CH(CH_3)-$	
	亮氨酸(Leu)	$CH_3-CH(CH_3)-CH_2-$	
	脯氨酸(Pro)	$H_2C(CH_2-)(CH_2-)$	$-CH(-NH_2^+-)-C(=O)-O^-$
②R为芳香族的氨基酸	色氨酸(Trp)	N—H, CH_2-	
	苯丙氨酸(Phe)	$C_6H_5-CH_2-$	
	酪氨酸(Tyr)	$HO-C_6H_4-CH_2-$	
③R基团不带电但有极性的氨基酸	丝氨酸(Ser)	$HO-CH_2-$	
	苏氨酸(Thr)	$HO-CH(CH_3)-$	
	半胱氨酸(Cys)	$HS-CH_2-$	
	甲硫氨酸(Met,蛋氨酸)	$CH_3-S-CH_2-CH_2-$	
	天冬酰胺(Asn)	$H_2N-C(=O)-CH_2-$	
	谷氨酰胺(Gln)	$H_2N-C(=O)-CH_2-CH_2-$	

续 表

R特点	氨基酸	侧链(R)
④R带负电的氨基酸	天冬氨酸(Asp)	$^{-}O-C(=O)-CH_2-$
	谷氨酸(Glu)	$^{-}O-C(=O)-CH_2-CH_2-$
⑤R带正电的氨基酸	赖氨酸(Lys)	$H_3\overset{+}{N}-CH_2-CH_2-CH_2-CH_2-$
	精氨酸(Arg)	$H_2\overset{+}{N}=C(NH_2)-NH-CH_2-CH_2-CH_2-$
	组氨酸(His)	(咪唑环)$-CH_2-$,HN^{+} … NH

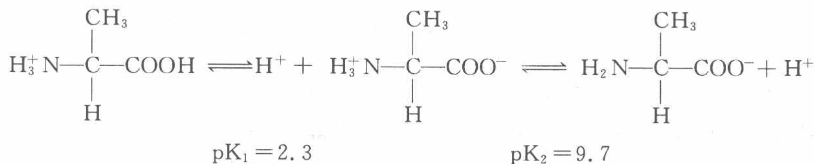
氨基酸的羧基、氨基以及侧链上的其他可解离基团都有一个特定的 pK 值(即解离常数的负对数,数值上等于该氨基酸某种基团有一半被解离时的 pH 值)。如果某氨基酸在水中有多级电离,其等电点 pI 的计算方法为:pK 的编号通常是以酸性最强的基团的解离开始,分别用 pK_1,pK_2,…表示,其水溶液的等电点 pI 等于电中性状态的两性离子($R^{\pm}$)两侧 pK 值的平均值。如果氨基酸在水溶液中:



$$R^{++} \underset{pK_1}{\rightleftharpoons} R^{+} \underset{pK_2}{\rightleftharpoons} R^{\pm} \underset{pK_3}{\rightleftharpoons} R^{-}$$

则有:$pI=(pK_2+pK_3)\div 2$。

又如:对丙氨酸溶液进行滴定时可测得 $pK_1=2.3$,$pK_2=9.7$,即:



$$H_3^{+}N-CH(CH_3)-COOH \rightleftharpoons H^{+}+H_3^{+}N-CH(CH_3)-COO^{-} \rightleftharpoons H_2N-CH(CH_3)-COO^{-}+H^{+}$$

$pK_1=2.3$ $pK_2=9.7$

则丙氨酸的 $pI=(2.3+9.7)\div 2=6$。

经测定,在 25℃时各类氨基酸的等电点是:酸性氨基酸的 $pI=2.97\sim3.22$,R 为芳香族的氨基酸的 $pI=5.48\sim5.89$,R 为极性的氨基酸的 $pI=5.02\sim6.53$,R 无极性的氨基酸的 $pI=5.97\sim6.30$,碱性氨基酸的 $pI=7.59\sim10.76$。可见,酸性氨基酸的 $pI<7$,碱性氨基酸的 $pI>7$,其他氨基酸的 $pI<7$ 但很接近于 7。

(三)氨基酸的分离和分析鉴定

1.依据各种氨基酸在水中和在其他某种溶剂中有不同溶解度为原理的两种方法

层析即色层分析,也称色谱。层析系统通常都由 2 个相组成,一个是固定相或称静相,一个是流动相或称动相,且这两相是互不相溶的。层析系统中的静相可以是固相、液相或半固体;动相可以是液相或气相,它充满于静相的空隙中,并能流过静相。如蛋白质水解液中的氨基酸混合物在层析系统的两相之间,不同种类的氨基酸就有不同程度的溶解和分配。

(1)纸层析法 具体操作是:先将样品点在滤纸一端距纸边约 2~3 厘米处,然后将点有样品的一端浸入某一有机溶剂系统中(不没及样品),经毛细管作用使溶剂从纸的一端流向另一端,样品中的混合物也得以分离,滤纸干后再以适当显色剂显色或在紫外灯下观察所得的层析图谱,加以鉴定。这里,滤纸的纤维素上吸附的水是固定相,有机溶剂是流动相,滤纸只是起到水的支持剂的作用。

(2)薄层层析法 这是一种快速、分辨率高、所需样品量微和操作简便的分离技术。具体操作是:把纤

维素、硅胶、氧化铝或聚酰胺等之一作为支持剂涂布在玻璃或其他载体上制成均匀的薄层,然后将被分析的样品滴加到薄层的一端上,再用适当的溶剂展开就可使样品得以分离(图 1-15)。

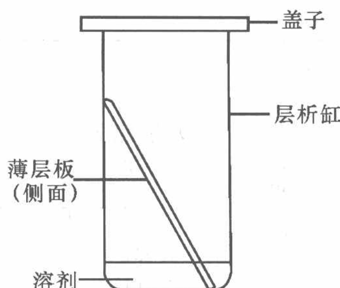


图 1-15 薄层层析装置

此外,依据这种原理的还有气液层析、高效液相层析等方法。

2. 依据各种氨基酸有不同等电点为原理的三种方法

(1)离子交换柱层析法 离子交换树脂是一种不溶于水、不溶于有机溶剂和酸、碱的网状结构的高聚化合物,上面有一些基团在溶液中可电离出 OH^- 或 H^+、Na^+ 等阴阳离子,这些离子能分别与周围溶液中的其他同性离子化合物进行交换,而树脂的物理性质不变。

阳离子交换树脂含有的酸性基团如 $-SO_3H$(强酸型)或 $-COOH$(弱酸型)可电离出 H^+,当溶液中含有其他阳离子时,它们可以和树脂上的 H^+ 发生交换而结合在树脂上。同样地,阴离子交换树脂含有的碱性基团如 $-N(CH_3)OH$(强碱型)或 $-NH_3OH$(弱碱型)可电离出 OH^- 而能与溶液里的阴离子发生交换(图 1-16)。

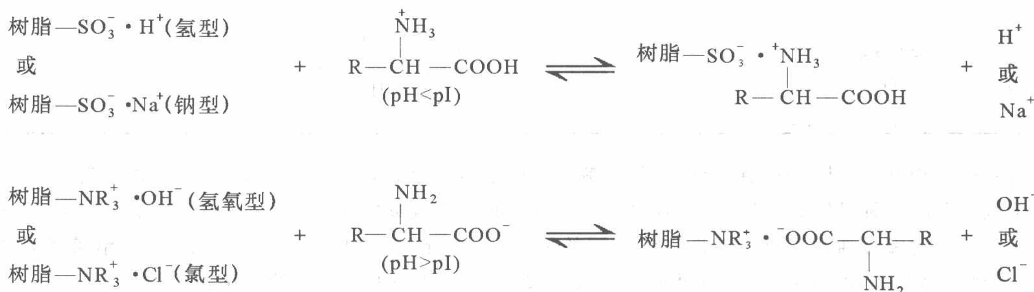


图 1-16 离子交换原理图解

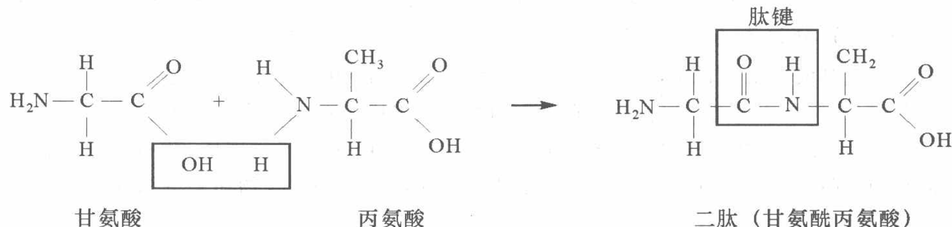
通过调节相应氨基酸溶液的 pH 值,使相应氨基酸呈阳离子或阴离子,再选用阳离子交换树脂或阴离子交换树脂进行离子交换层析而分离得到相应的氨基酸。例如:在 pH 为 3 时,氨基酸与阳离子交换树脂之间的静电引力(即交换能力)的大小依次是:碱性氨基酸>中性氨基酸>酸性氨基酸。

(2)沉淀法 调节溶液 pH 值等于某种氨基酸的 pI 时,该氨基酸会由于静电引力的作用,溶解度最小,容易发生沉淀。

(3)电泳法 处于一定 pH 溶液中的不同氨基酸分子,其正、负电荷量和相对分子质量是不相同的,因而在一定电场强度下的电场中向相反电极移动的速度不同而得到分离和提纯。

三、二肽和多肽

一个氨基酸分子中的 α-氨基,与另一氨基酸分子中的 α-羧基脱水缩合,形成肽键(又称共价酰胺键),生成的化合物称为二肽。由于肽键的形成,二肽中已不再有原来的氨基酸结构,故称之为氨基酸残基。例如:



二肽再和一个氨基酸以肽键相连,就形成三肽。不同数目的氨基酸以肽键顺序相连,这样形成的长短不一的链状分子,叫肽或多肽。肽和多肽的区分,主要依据是分子的大小。多肽链的一端有一个 $-NH_2$,带有这个基团的氨基酸称为肽链的氨基(或 N)末端氨基酸;另一端有一个 $-COOH$,带有这个基团的氨基酸称为肽链的羧基(或 C)末端氨基酸。一般写多肽链分子式时,将 N 末端写在左侧,C 末端写在右侧,如上面所写的二肽。

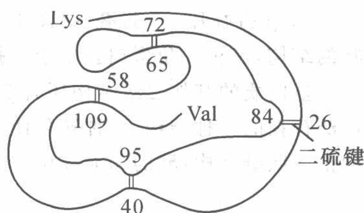


图 1-17　牛胰核糖核酸酶分子
（数字为氨基酸顺序数）

人体有许多重要的调节小分子肽和多肽。例如，下丘脑产生的促甲状腺素释放激素是 3 肽，生长激素释放激素是 14 肽，神经垂体释放的催产素和升压素都是 9 肽，腺垂体产生的促肾上腺皮质激素是 39 肽。

多肽是蛋白质分子的亚单位。有些蛋白质分子只是一条多肽链，有些则由几条多肽链组成。例如，胰岛素由 2 条多肽链、血红蛋白由 2 对或 4 条多肽链、细胞色素氧化酶由 7 条多肽链组成等。组成蛋白质分子的各多肽链常以二硫键互相连接，形成特定的结构。二硫键的存在使肽链能够折叠。例如，牛胰核糖核酸酶是只有一条多肽链的蛋白质，含 124 个氨基酸残基，4 个二硫键，使多肽链折叠连接而呈现特殊的形态（图 1-17）。牛胰岛素有 A、B 两条肽链，共含 3 个二硫键。

四、蛋白质

（一）蛋白质的空间结构

一条多肽链可有多种不同的特定构象。根据构象的不同，可将蛋白质分为纤维蛋白和球蛋白两个基本类型，前者一般是结构蛋白，后者则是执行着多种生理功能的功能蛋白。具体可分为四级结构。纤维蛋白具备二级结构或超二级结构，球蛋白具备三级甚至四级结构（如免疫球蛋白）。

1. 蛋白质的一级结构　蛋白质的一级结构是指蛋白质分子中多肽链的数目，多肽链之间的连接方式和连接部位，二硫键的数目和位置，多肽链中氨基酸的数目、种类和排列顺序等。氨基酸残基之间靠肽键连接。我们前面所讲的都是限于蛋白质的一级结构。一级结构靠肽键维持，有的还有二硫键参与。

2. 蛋白质的二级结构　蛋白质的二级结构是指蛋白质分子中的肽链向单一方向卷曲而形成的有周期性重复的主体结构或构象。这种周期性的结构是靠氢键来维持的。蛋白质的二级结构主要有 α-螺旋和 β-折叠。

（1）α-螺旋　例如，动物的各种纤维蛋白，它们的分子围绕一个纵轴缠绕成螺旋状，即 α-螺旋（图 1-18）。相邻的螺旋以氢键相连，从而保持了构象的稳定。

指甲、毛发以及有蹄类的蹄、角、羊毛等的成分都是呈 α-螺旋的纤维蛋白，称为 α-角蛋白。普遍存在于动物结缔组织、真皮、腱、韧带、骨及软骨角膜等处的胶原纤维，也是由一种纤维蛋白，即胶原蛋白。胶原蛋白是脊椎动物中最多、最普遍的一种蛋白质，是结缔组织的成纤维细胞的分泌产物。胶原蛋白分子含 3 个 α-螺旋肽链，每链有 1050 个氨基酸残基，3 链互相扭成一股右手螺旋，彼此以氢键相连（图 1-18）。由于氢键可以随时形成，随时断裂，所以胶原纤维有弹性。

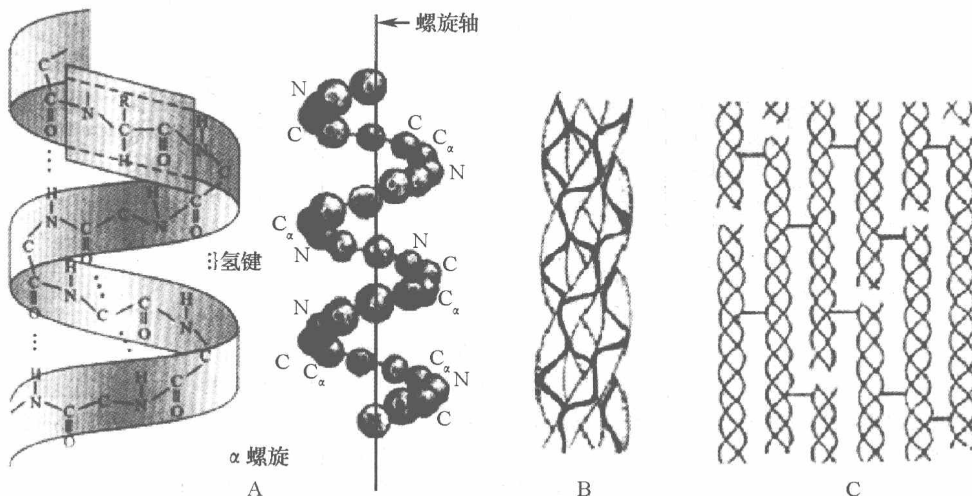
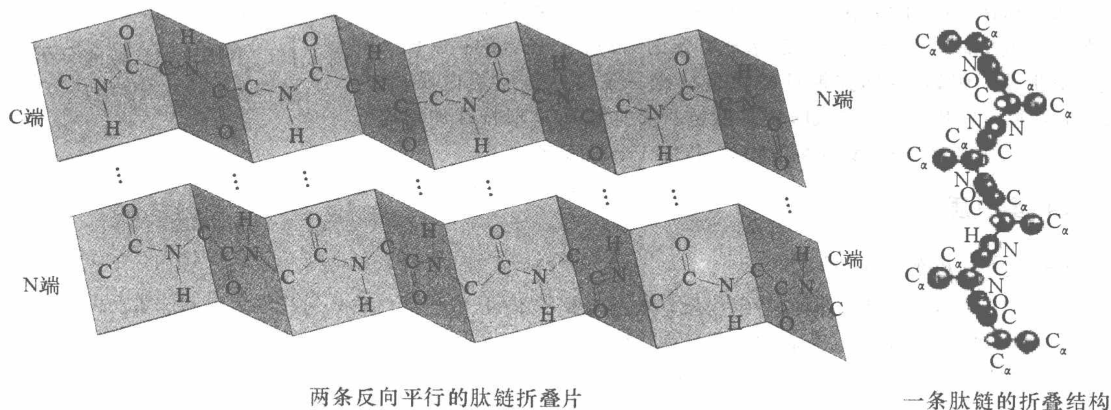


图 1-18　蛋白质的二级结构

A. 一条 α-螺旋肽链　B. 3 个 α-螺旋肽链构成胶原蛋白分子　C. 胶原蛋白分子以氢键相连

(2)β-折叠片　β-折叠片(图 1-19),即并列的比 α-螺旋更为伸展的肽链,互相以氢键连接起来而成片层状的结构,也称 β-角蛋白。由于 β-折叠片中的肽链比较伸展,所以如蚕丝、蛛丝的弹性较差。

蛋白质的其他二级结构还有 β-转角和不规则卷曲(图 1-23)等。β-转角是近年来发现在球状蛋白质中广泛存在的一种结构,这种转角使多肽链上发生 180°的回折。不规则卷曲又称自由绕曲,是一种没有规律的松散肽链结构,酶的功能部位常常位于这种构象区域里。



两条反向平行的肽链折叠片　　一条肽链的折叠结构

图 1-19　β-折叠

3. 超二级结构和结构域　近年来在研究蛋白质构象、功能和进化中的变化时,常常引入超二级结构和结构域的结构层次,作为蛋白质二级结构和三级结构层次的一种过渡态构象层次。

超二级结构是指若干相邻的二级结构中的构象单元彼此相互作用,形成有规则的,在空间上能辨认的二级结构组合体,但没有聚集成具有功能的结构域。如图 1-20 所示。

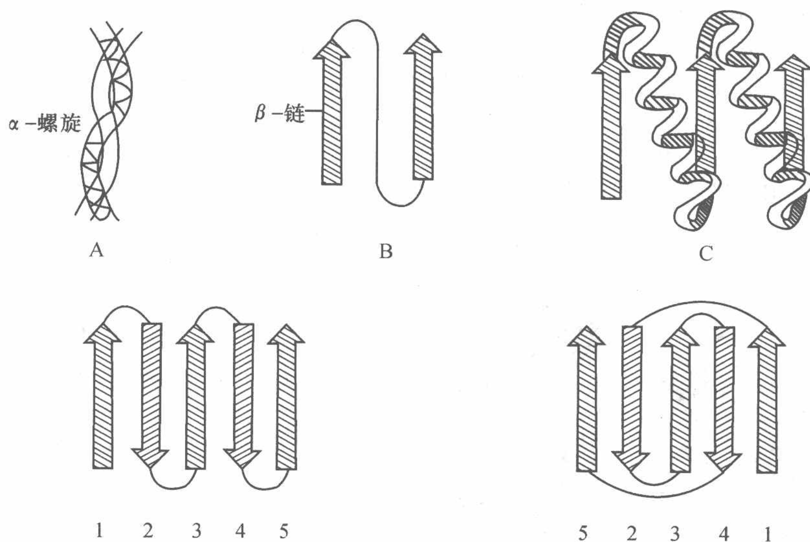


图 1-20　几种超二级结构

A. αα　B. β×β　C. βαβ　D. β-曲折　E. 希腊钥匙构象

结构域是球状蛋白质的折叠单位,是一条多肽链在超二级结构基础上进一步绕曲折叠而成的紧密的近似球状的结构(图 1-21)。对于较大的蛋白质分子或亚基,多肽链往往由两个或两个以上的相对独立的结构域缔合而成三级结构;这些结构域在空间上彼此分隔,各自具有部分生物学功能。很多具结构域的酶分子,活性部位往往分布在结构域之间的一段连接肽链上,有利于结构域发生相对运动,使活性部位利于结合底物和给底物施加压力,也有利于别构酶充分发挥别构调节效应。对于较小的蛋白质分子或亚基,结构域和三级结构是同一个意思,即这种蛋白质是单结构域的。

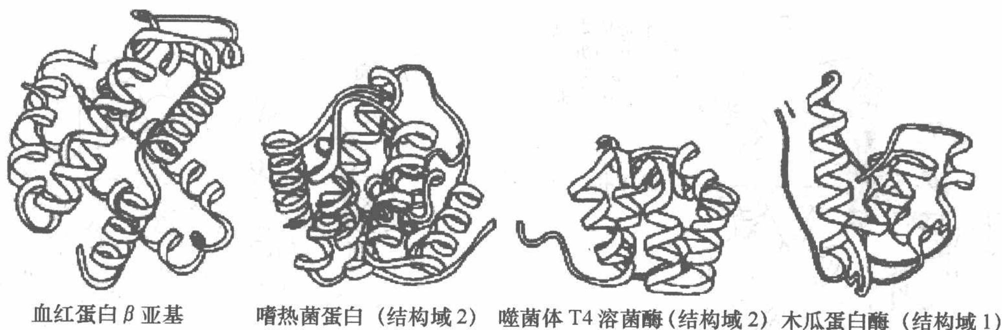


图 1-21　结构域

4.蛋白质的三级结构　三级结构建立在二级结构的基础上，主要靠氢键、疏水键和盐键来维持；此外二硫键、范德华力也起到重要作用(图 1-22)。

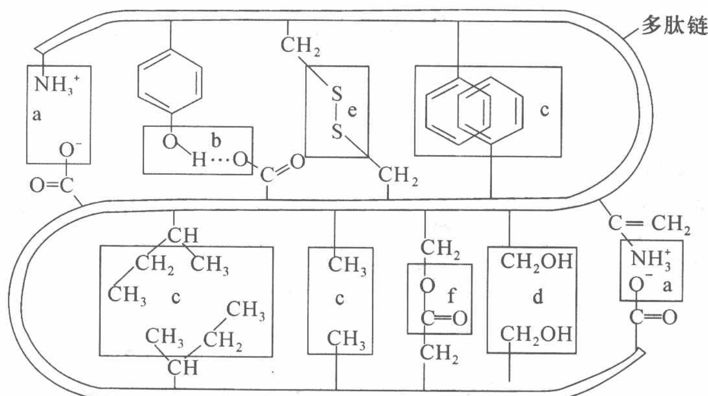


图 1-22　稳定蛋白质三维结构的各种化学键

a.离子键　b.极性基间的氢键　c.非极性基间的相互作用力(疏水键)　d.范德华力

e.二硫键　f.酯键(ef 属于共价键)

研究多种球蛋白的三级结构表明，一条多肽往往是由一部分 α-螺旋和一部分 β-折叠，通过 β-转角成不规则卷曲连接，紧密折叠成球状的结构；在不同的蛋白质中 α-螺旋和 β-折叠的含量是不同的。例如，肌红蛋白(图 1-23)是一个含 153 个氨基酸残基的肽链，这个肽链有 8 段 α-螺旋部分，每两段之间有一个不成 α-螺旋的折叠。这些不形成螺旋部分的折叠方向是决定球蛋白三级结构的关键。

肌红蛋白分子上连有一个特定基团，即血红素(图 1-23)，这是一种含 Fe 的色素，血红素的存在使肌红蛋白具有和氧结合的能力。

酶、多种蛋白激素、各种抗体以及细胞质和细胞膜中的蛋白质都是球蛋白。和纤维蛋白不同，球蛋白的表面富有亲水基团，因此都能溶于水，所以它们才能发挥各自的作用。

5.蛋白质的四级结构　有些球蛋白分子有 2 个以上肽链，这些肽链都成折叠的 α-螺旋，它们互相挤在一起，并以弱键互相连接，形成一定的构象，这就是四级结构。例如，血红蛋白分子(图 1-24)，含 4 个肽链(亚单位)，2 个 α-链和 2 个 β-链，每一个链都是一个三级结构的球蛋白，它们的折叠形式和上述的肌球蛋白十分相似，并且也都各带一个血红素基团。这 4 个肽链以一定的形式挤在一起，形成特定的构象，即四级结构。四级结构主要靠离子键(盐键)、疏水键、氢键、范德华力等次级键(即非共价键，又称弱键)来维持。

总之，蛋白质分子的一级结构是由许多氨基酸残基之间的共价键形成的，即肽键和二硫键。维持蛋白质构象的作用力有氢键、疏水键、离子键(盐键)、范德华力、二硫键和配位键(图 1-22)。除二硫键外，这些化学键都是非共价键，作用力弱。至于蛋白质分子的各级结构的关系可以通过图 1-25 来说明。

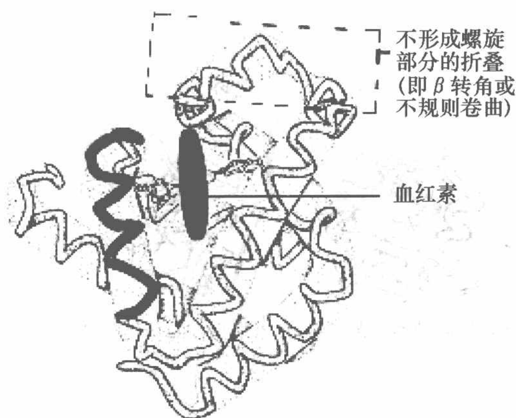


图 1-23　抹香鲸肌红蛋白(三级结构)

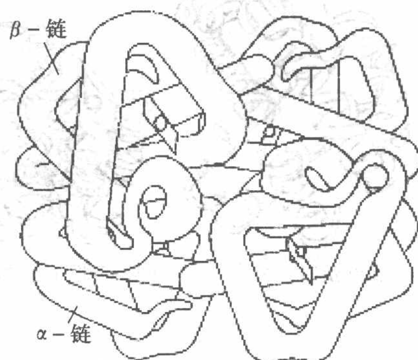
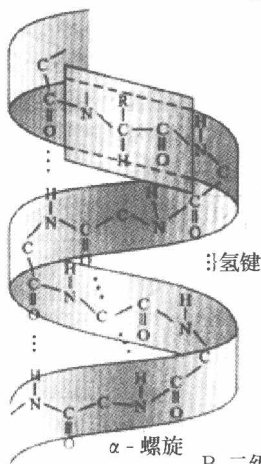
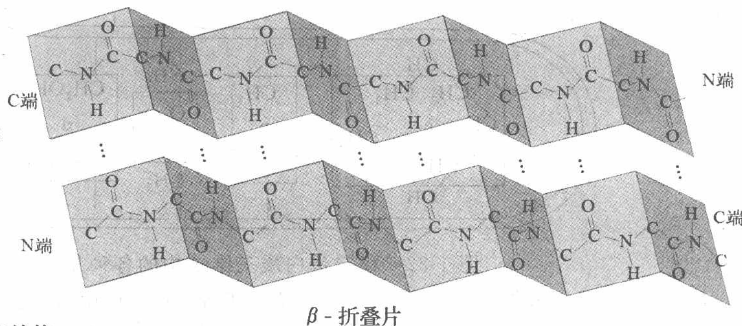


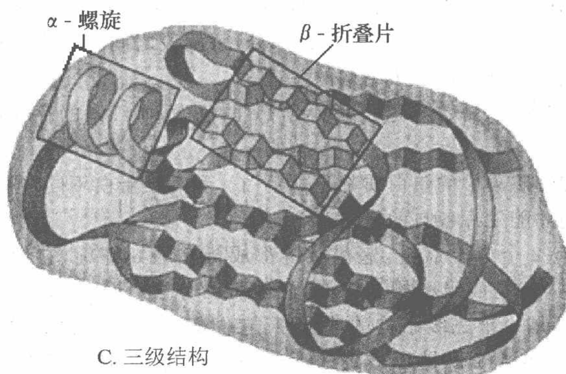
图 1-24　蛋白质四级结构

A. 一级结构　　—Leu—Asp—Ala—Val—Arg—Gly—Ser

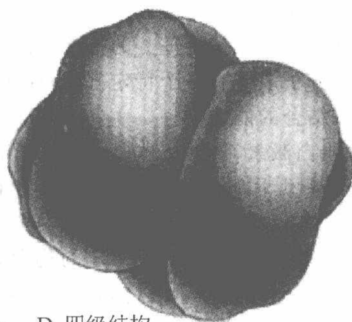




B. 二级结构



C. 三级结构



D. 四级结构

图 1-25　甲状腺激素蛋白的一、二、三、四级结构(引自 Campbell,2000)

（二）蛋白质的理化性质

1. 蛋白质是两性电解质　蛋白质分子的每条多肽链，至少含有一个氨基和一个羧基，所以蛋白质是两性电解质，每种蛋白质都有特定的 pI 值。蛋白质混合液中，各蛋白质的 pI 和相对分子质量大小不同，所以在同一 pH 溶液及同一电场强度中，它们的移动速度是不相等的。根据这一原理就可以用电泳法使混合的

蛋白质得到分离。

2. 蛋白质是高分子化合物，在水中呈胶体　形成胶体的物质必须具备三个条件：①在水溶液中，分子颗粒直径为 1～100nm，这样大小的质点在动力学上是稳定的，因为水分子对这种质点碰撞的合力不等于零而使质点作布朗运动；②大分子外有水化膜，使分子之间不会聚集成团；③带同性电荷，以使分子之间相斥而不会凝集、沉淀。

蛋白质是大分子、外带有水化膜、具有同性电荷，因而在水中能形成稳定的胶体。蛋白质颗粒表面有水化膜，是因为其分子表面有许多亲水基团（如 $-NH_2$，$-COOH$，$-OH$ 等），能与水起水合作用；蛋白质分子在 pH 不等于其 pI 的任何溶液中都是带同性电荷的。

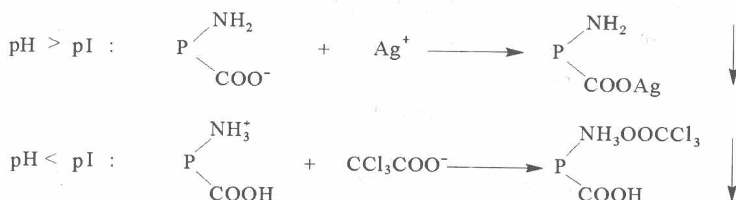
3. 蛋白质沉淀　分散在溶液中的蛋白质分子发生凝聚，并从溶液中沉淀、析出的现象，称为蛋白质沉淀。除去蛋白质的水化膜和表面电荷，可以使蛋白质从溶液中沉淀。如果将蛋白质溶液的 pH 调整到等电点，这时蛋白质分子呈等电状态，虽不很稳定，但还有水膜的保护作用，一般不致沉淀；如果这时加入脱水剂除去蛋白质分子的水膜，则蛋白质分子互相凝聚，沉淀析出。先脱水后调节 pH 到等电点，也同样可使蛋白质沉淀。使蛋白质沉淀常用的方法有以下几种：

① 盐析　如果加入大量的中性盐（如硫酸钠）于蛋白质溶液中，由于高浓度盐离子的水化作用，使蛋白质分子除去水化膜则凝聚沉淀的过程，叫盐析。不同的蛋白质盐析时所需盐类浓度不同，因此可以用逐渐加大盐溶液浓度的方法使不同蛋白质分段析出加以分离，这种操作称为分段盐析。

但必须指出，蛋白质在稀盐溶液中溶解度会更大，这可能是由于少量带电离子提高了蛋白质分子相关基团的电性的缘故。

②加入亲水力强的有机溶剂　酒精、丙酮等有机溶剂对水的亲和力很大，因此亦能破坏蛋白质的水膜。如果在等电点时加入这些有机溶剂即可使蛋白质沉淀析出。

③加入可与蛋白质结合成不溶解的化合物的物质　有些重金属离子，如 Cu^{2+}、Hg^{2+}、Pb^{2+}、Ag^{+} 等能与带负电荷的蛋白质结合成不溶性的蛋白质盐，这时溶液的 pH 必须稍高于该蛋白质的等电点。还有些酸，如单宁酸、磷钨酸、苦味酸、三氯醋酸等的酸根能与带正电荷的蛋白质结合成不溶性的蛋白盐，这时溶液的 pH 必须稍低于蛋白质的等电点。具体可表示如下：



用上述盐析方法，或在低温条件下应用酒精或丙酮的方法沉淀出的蛋白，仍然保持着天然蛋白质的一切特性（即不变性），如原来的生物活性不变，或重新溶解构成稳定的高分子溶液等。但如用重金属离子，加入某些酸的方法，或在温度较高的情况下用酒精、丙酮等沉淀蛋白质，则蛋白质原来的性质会发生改变（即变性）。

4. 蛋白质的变构和变性

(1)变构　含有 2 个以上亚单位的蛋白质分子，如果其中一个亚单位与某一小分子物质结合，那就不但该亚单位的空间结构要发生变化，其他亚单位的构象也都会发生变化，结果整个蛋白质分子的构象乃至活性均发生变化。这一现象称为变构（或别构）作用。变构作用对蛋白质在各种生命活动中的功能变化有重要作用。如有些酶与底物结合时，酶本身的构象往往会发生变化，从而发挥作用。变构作用只涉及非共价键的断裂，其过程是可逆的。

(2)变性

①变性的概念　蛋白质分子的空间结构发生改变和破坏从而丧失生物活性的现象，叫变性。变性的主要标志是生物功能的丧失。变性过程中，不发生共价键的断裂，即一级结构不发生变化，只是次级键全部或部分发生断裂，致使二级以上结构全部或部分发生变化。蛋白质变性后，原来包含在分子内部的疏水侧链基团暴露到表面，因而蛋白质分子的溶解度降低，易沉淀析出；失去结晶能力；肽链松散，反应基团如 $-SH$、

—S—S—、酚羟基等增加，从而易被蛋白酶所水解。

以前人们一般认为蛋白质的变性是不可逆的，但是越来越多的实验证明，如果不过于剧烈，蛋白质的变性作用是一种可逆的过程。变性后的蛋白质可以在一定的条件下恢复其生物活性，这个过程称为蛋白质的复性。如酸变性后的血红蛋白溶液，如果用碱非常缓慢地进行中和，可以使 50% 的血红蛋白恢复活性。胃蛋白酶加热至 80℃～90℃时，失去溶解性，也无消化蛋白质的能力；如果将温度缓慢下降到 37℃，则它又可恢复溶解性与消化蛋白质的能力。但是，如果蛋白质变性的时间越长，变性的可逆程度越低。

②影响变性的因素　物理因素有高温加热至 70℃～100℃，振荡或搅拌，超声波、X 射线和紫外线等高能射线的作用等；化学因素有重金属离子、强酸、强碱、尿素、去污剂以及酒精、丙酮等有机溶剂等。

（三）蛋白质的分类

1. 蛋白质的化学分类

(1)简单蛋白质　简单蛋白质指只有 α-氨基酸和脯氨酸缩合而成的蛋白质。因此，简单蛋白质又称单纯蛋白质，如球蛋白、白蛋白、组蛋白等。

(2)结合蛋白质　结合蛋白质由简单蛋白质和非蛋白质两部分组成。非蛋白质部分称为辅基，辅基可以是核酸、糖类、脂类、色素、磷酸，由此组成的结合蛋白分别称为核蛋白、糖蛋白、脂蛋白、色蛋白、磷蛋白。

2. 蛋白质的功能分类

(1)结构蛋白　结构蛋白参与细胞各部分结构的组成，如膜蛋白、核糖体的蛋白质、染色体的蛋白质、微管蛋白等。

(2)功能蛋白　参与细胞的生理活动。如绝大多数的酶(生物催化剂)、胰岛素和生长激素等动物激素、生物膜上的载体蛋白、抗体、受体、血红蛋白、肌球蛋白、肌动蛋白、淋巴因子等等。

（四）蛋白质的颜色反应

在蛋白质的分析工作中，常利用蛋白质分子中某些氨基酸或某些特殊结构与某些试剂产生颜色反应，作为测定的根据。重要的颜色反应有：

1. 双缩脲反应　双缩脲是由两分子尿素缩合而成的化合物：$\mathrm{H-\overset{H}{\overset{|}{N}}-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-\overset{H}{\overset{|}{N}}-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-\overset{H}{\overset{|}{N}}-H}$。将尿素加热到 180℃，则两分子尿素缩合成一分子双缩脲，并放出一分子氨。双缩脲在碱性溶液中能与硫酸铜反应产生红紫色络合物，此反应称双缩脲反应。

蛋白质分子中含有许多和双缩脲结构相似的肽键，因此也能在碱性溶液中与硫酸铜起双缩脲反应，形成红紫色络合物。通常可用此反应来定性鉴定或定量测定蛋白质。

2. 酚试剂(福林试剂)反应　蛋白质分子一般都含有酪氨酸，而酪氨酸中的酚基能将福林试剂中的磷钼酸及磷钨酸还原成蓝色化合物(即钼蓝和钨蓝的混合物)。这一反应常用来定量测定蛋白质含量。

3. 米伦氏反应　米伦氏试剂为硝酸汞、亚硝酸汞、硝酸和亚硝酸的混合液。在蛋白质溶液中加入米伦氏试剂后即产生白色沉淀，加热后沉淀变成红色。这实际上是一种酚类化合物的呈色反应。因此，酪氨酸或含有酪氨酸残基的蛋白质都有这一反应。

4. 乙醛酸反应　在蛋白质溶液中加入乙醛酸，并沿试管壁慢慢注入浓硫酸，在两液层之间就会出现紫色环。凡含有吲哚基的化合物都有此反应。色氨酸和含色氨酸残基的蛋白质都有这种反应，其他蛋白质没有这一反应。此外，蛋白质遇碘呈黄色。

第五节　核　酸

一、核酸的发现、类型和作用

核酸是生物大分子中最重要的一类，最早是由瑞士的 F. Miescher 于 1870 年从脓细胞的核中分离出来的，由于它们是酸性的，并且最先是从核中分离出来的，故称为核酸。核酸分为脱氧核糖核酸（DNA）和核糖核酸（RNA）两大类。DNA 主要存在于细胞核的染色质中，线粒体和叶绿体中也有少量，是遗传信息的携带者，即遗传物质；RNA 在细胞核中产生，然后进入细胞质中，其功能主要是参与蛋白质的生物合成，但在细胞生物中并非是遗传物质，只是某些只含有 RNA 而不含 DNA 的病毒的遗传物质。核酸的基本组成单位是核苷酸。

二、核苷酸

（一）核苷酸的组成

核苷酸是由含氮碱基、戊糖和磷酸为单位组成的。

含氮碱基 ＋ 戊糖⟶核苷

核苷 ＋ 磷酸⟶核苷酸

1. 含氮碱基
   - 嘌呤：一般包括腺嘌呤（A）和鸟嘌呤（G）
   - 嘧啶：包括胸腺嘧啶（T）、胞嘧啶（C）和尿嘧啶（U）

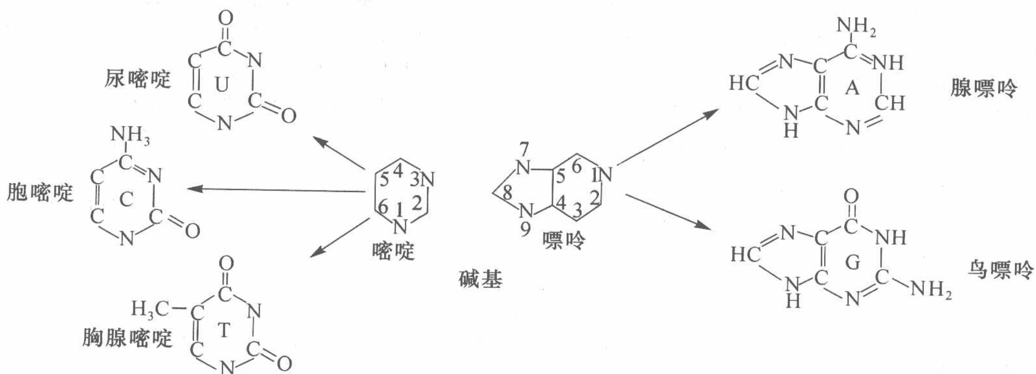


图 1-26　碱基的结构和类型

两类核酸所含的碱基主要都是 4 种，具体结构见图 1-26。在核酸分子中，可能还会有少量由这些碱基经过化学修饰而形成的修饰碱基，如 5-羟甲基胞嘧啶、次黄嘌呤、1-甲基次黄嘌呤等。其中 tRNA 中的修饰碱基种类较多，可达 10％左右。

2. 戊糖　包括脱氧核糖和核糖两种。

（二）核苷

核苷是一分子核糖或脱氧核糖与一分子嘌呤或嘧啶生成的糖苷。糖的 C_1 通常与嘌呤的第 9 氮原子或嘧啶的第 1 氮原子相连。

（三）核苷酸

核苷酸是核苷的磷酸酯。核苷酸的核糖上的自由羟基都可以与磷酸发生酯化反应。但生物体内的游离核苷酸多为 5′-磷酸核苷酸，所以通常简称为核苷酸。核苷酸在文献中通常用英文缩写表示，如腺苷酸为 AMP，鸟苷酸为 GMP。脱氧核苷酸则在前面加上 d，如 dAMP、dGMP。

1. 单核苷酸　这类核苷酸有核糖核苷酸和脱氧核苷酸两类，各主要有 4 种，见表 1-4。

表 1-4　核苷酸种类及组成

核苷酸种类	戊糖	含氮碱基	磷酸
核糖核苷酸	核糖	A、G、C、U	H_3PO_4
脱氧核苷酸	脱氧核糖	A、G、C、T	H_3PO_4

(1)ATP 和 ADP 的结构　AMP 是 5′-一磷酸腺苷，在生物体内的 AMP 可与一分子磷酸结合成 5′-二磷酸腺苷(ADP)，ADP 再与一分子磷酸结合成 5′-三磷酸腺苷(ATP)。两磷酸基之间的键是高能磷酸键(用“～”表示，图 1-27)。

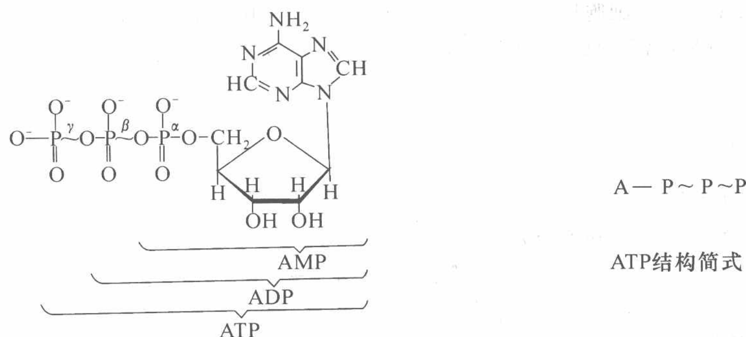
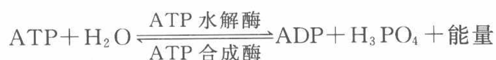


图 1-27　5′-AMP、ADP 和 ATP 的分子结构

(2)其他单核苷磷酸化合物　其他单核苷酸可以和腺苷酸一样磷酸化，产生相应的二磷酸或三磷酸核苷(分别以 NDP 和 NTP 表示)。各种三磷酸核苷(ATP、CTP、GTP、UTP)是体内合成 RNA 的直接原料，各种 5′-三磷酸脱氧核苷(dATP、dCTP、dGTP、dTTP)是体内合成 DNA 的直接原料。

核苷三磷酸在生物体的能量代谢中起着重要的作用，其中 ATP 在所有生物系统化学能的贮藏和利用中起着关键的作用。有些核苷三磷酸还参与特定的代谢过程，如 GTP 参与蛋白质和嘌呤的合成，UTP 参与糖原的合成，CTP 参与脂肪和磷脂的合成。

(3)ATP 和 ADP 在细胞内的转化及其生物学意义　在不同酶的作用下，ATP 与 ADP 可以发生以下的转化：

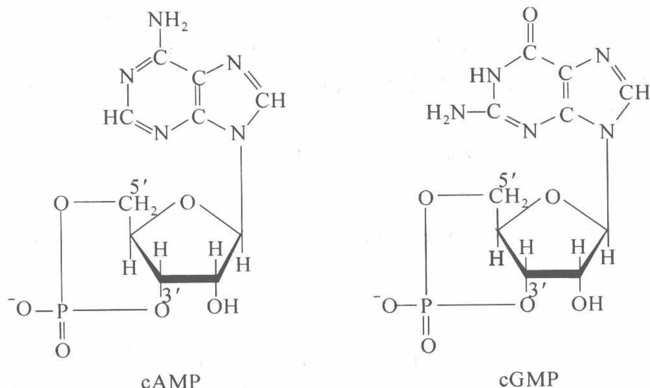


$$ATP + H_2O \underset{ATP\text{合成酶}}{\overset{ATP\text{水解酶}}{\rightleftharpoons}} ADP + H_3PO_4 + \text{能量}$$

当生命活动，如物质的运输、合成作用、神经传导、肌纤维收缩、生物发光等需要能量时，在酶的作用下 ATP 水解，断裂最远离 A 的那个高能磷酸键，释放出能量而及时供给。

当光合作用吸收光能并转化成活泼化学能，或呼吸作用氧化分解有机物释放能量时，在酶的作用下 ADP 和 H_3PO_4 反应，形成一个高能磷酸键，贮存能量。前者发生在叶绿体类囊体的膜外表面，后者主要发生在线粒体内膜的内表面。

在生物细胞中，ATP 的数量很少但很稳定。其原因是 ATP 与 ADP 的转化非常迅速，这样不仅能及时贮存能量，减少能量的散失浪费，而且能及时保证生命活动对能量的需求。ATP 是生物生命活动的直接供能物质。



(4)环化一磷酸核苷　每一种核苷酸都可以在环化酶的催化下生成环式的 3′,5′-一磷酸核苷。例如，ATP 在腺苷酸环化酶的催化下生成环式 AMP(称 3′,5′-cAMP)。在哺乳动物细胞中，cAMP 是一些蛋白质类激素发挥生理作用的媒介物，因此被称为相关激素的第二信使。许多药物和神经递质也是通过 cAMP

发挥作用的。cAMP 和 cGMP 有互为拮抗作用，二者共同在细胞的生长发育中起重要的调节作用。某些哺乳动物细胞中还发现有 cUMP 和 cCMP，但功能不详。

2. 几种重要的二核苷酸

(1)NAD^+ 和 $NADP^+$　NAD^+ 的全称为烟酰胺腺嘌呤二核苷酸，又名辅酶Ⅰ，由一分子烟酰胺核苷酸和一分子腺嘌呤核苷酸组成，NAD^+ 参与有氧呼吸的某些过程。$NADP^+$ 的全称为烟酰胺腺嘌呤二核苷磷酸，又名辅酶Ⅱ，$NADP^+$ 参与光合作用的某些过程。它们的结构式如图 1-28。

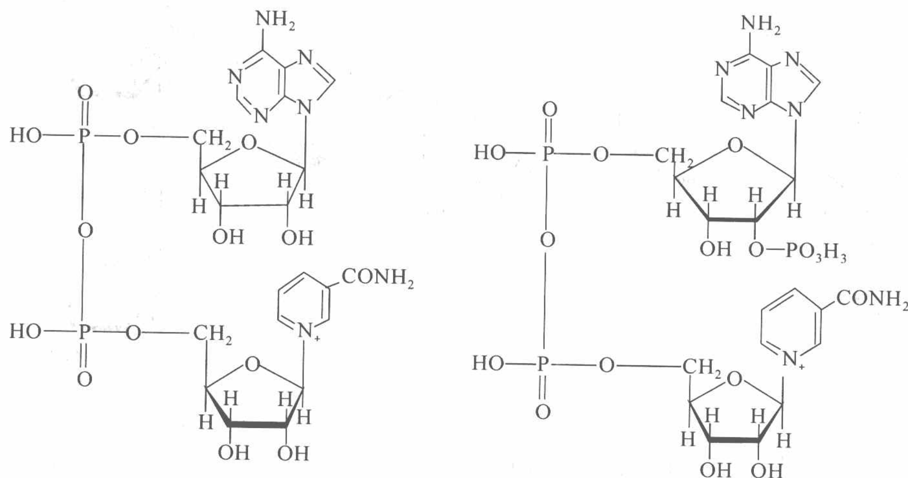
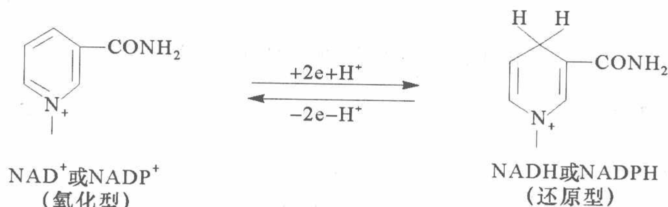
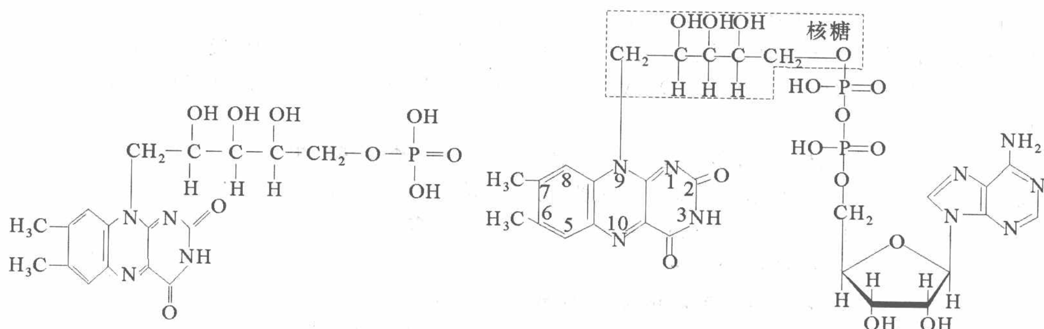


图 1-28　NAD^+(左)和 $NADP^+$(右)

NAD^+(或 $NADP^+$)与 NADH(或 NADPH)的转化在细胞呼吸(或光合作用)过程中对传递电子有着非常重要的意义。具体转化如下式：



(2)FMN 和 FAD　FMN 的全称是黄素单核苷酸；FAD 是多种脱氢酶和氧化酶的辅基，全称为黄素腺嘌呤二核苷酸，参与有氧呼吸的某些过程。



(四)核酸链中的核苷酸连接方式

核苷酸缩合成核酸链的大致过程如图 1-29。

核酸是没有分支的多核苷酸长链，链中每个核苷酸的戊糖上的 3′-羟基和相邻核苷酸的戊糖上的 5′-磷

酸以共价键相连。因此，核苷酸间的连接键是3′,5′-磷酸二酯键，由相同排列的戊糖和磷酸构成核酸大分子的主链，而代表其特性的碱基则可以看成是有次序地连接在其主链上的侧链基团。主链上的磷酸基是酸性的，在细胞的pH为中性或碱性条件下带负电荷；而嘌呤和嘧啶碱基基团相对不溶于水而具有疏水性质。每条线形的核苷酸链的两个末端，一个末端(称5′端)是戊糖第5号C上连有一个游离的磷酸基，另一末端(称3′端)则是戊糖第3号C上连有一个游离的羟基。

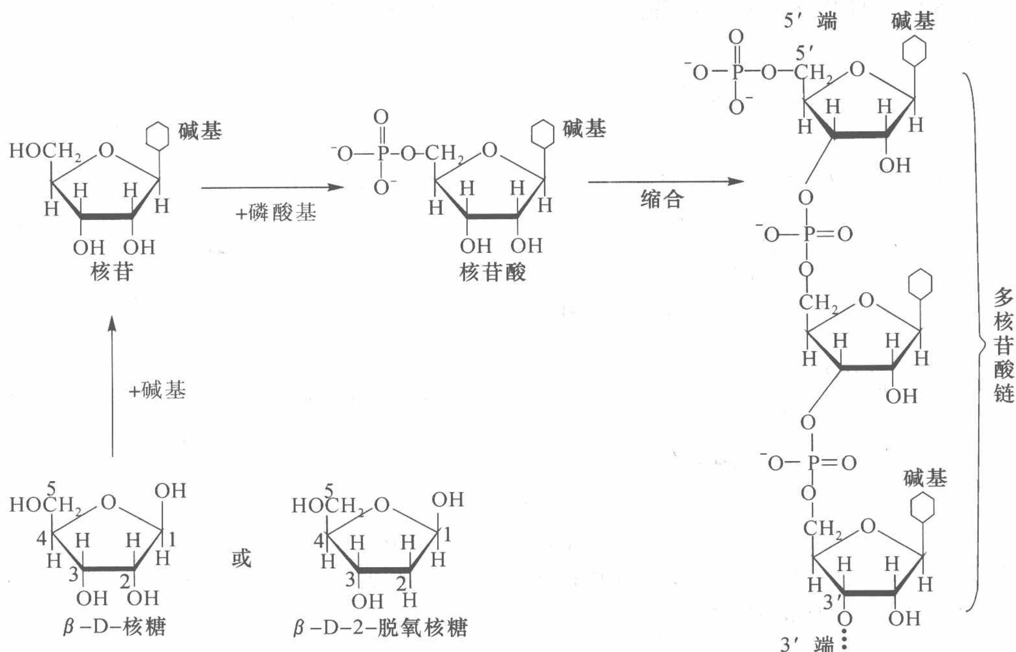


图1-29　多核苷酸链的形成示意图

三、核酸的分子结构

(一)DNA的分子结构

进入20世纪50年代后，很多科学家纷纷开展了DNA分子立体构象的研究，取得了不少有益的成果。但最后揭开这一奥秘的是美国的James Watson和英国的Francis Crick。他们认为DNA分子应是螺旋形的，并确定其上重复排列的碱基对之间的距离为0.34nm。经过再三努力，DNA双螺旋结构终于在1953年被揭露出来(图1-30)。他们两人也因此获得了诺贝尔奖。

DNA双螺旋模型的建立为分子遗传学奠定了基础，从此分子遗传各方面的研究上升到更高的水平。

1. DNA分子的一级结构　就是指DNA分子中四种5′-磷酸脱氧核苷的连接方式和排列顺序，具体体现在以下三个方面(图1-31)。

(1)多个5′-磷酸脱氧核苷之间，通过一个脱氧核苷酸以它的磷酸基与相邻的一个脱氧核苷酸的核糖3号C原子上的—OH脱水缩合形成的磷酸二酯键，构成多脱氧核苷酸长链。

(2)DNA分子含有2条多核苷酸长链，且走向相反。大多数天然DNA分子都是这样的双链结构(dsDNA)，只有某些病毒的DNA才是单链的(ssDNA)。

(3)DNA两链的碱基之间互以氢键相连，并且总是A与T之间以2个氢键相连，G与C之间以3个氢键相连(图1-32)。这种A与T、G与C之间的配对称为碱基互补配对原则。

一个DNA分子中的碱基数A=T、G=C、含氨基的碱基(A+C)总数等于含酮基的碱基(G+T)总数，嘌呤总数等于嘧啶总数，这是Cargaff等科学家在20世纪40年代应用纸层析及X衍射分析获得的精确结果，并在1950年由Chargaff总结出这一规律，称为Chargaff规则。这个规则为Watson和Crick提出碱基互补配对原则提供了重要的依据。

DNA分子很大，最小的病毒DNA约含有5000b(b为碱基数，bp为碱基对)，人的线粒体环状DNA也

有 16569b。在 DNA 分子上，一定的碱基排列次序代表着相应的遗传信息，就像一段有次序排列的文字代表相应的语言信息一样。

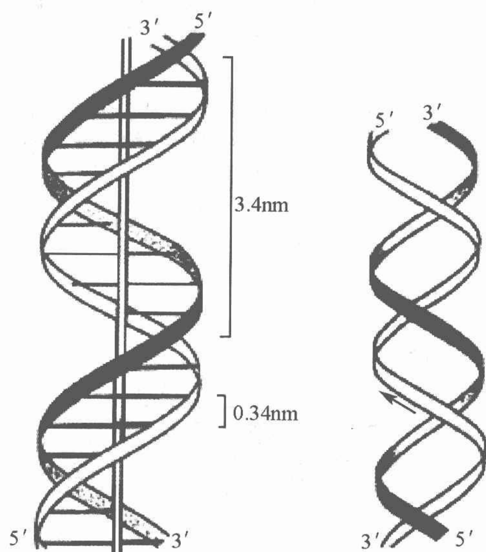


图 1-30　DNA 分子双螺旋结构模型

左：Watson-Crick 的 DNA 模型

右：DNA 的左旋分子

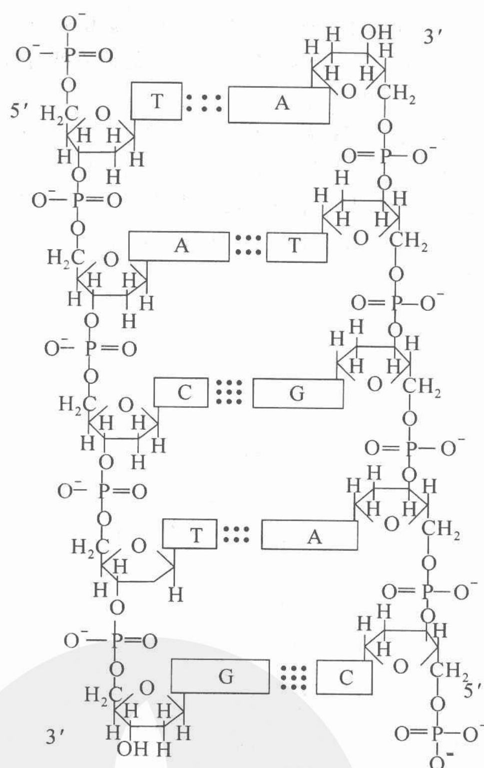


图 1-31　DNA 双链的碱基配对

2. DNA 分子的二级结构　DNA 的两链不是直线型的，而是互相缠绕成双螺旋形的分子。碱基是疏水的，都位于螺旋的里面。但是，DNA 的结构可受环境条件的影响而改变，具体螺旋方式主要有以下三种类型(表 1-5)。

表 1-5　A、B 和 Z 型 DNA 构象的比较

比较项目	A 型	B 型	Z 型
分子外形	短粗	居中	细长
螺旋方向	右手	右手	左手
相邻碱基对间的距离(nm)	0.26	0.34	0.37
螺距(nm)	2.53	3.4	4.56
每圈螺旋碱基对	11	10	12
螺旋直径(nm)	2.55	2.0	1.84

(1)B—DNA　这就是 Watson-Crick 模型(图 1-30)，右手螺旋，碱基对位于双螺旋链的内侧，相邻碱基对之间的距离是 0.34nm，一单链沿中心轴每旋转一周有 10 个脱氧核苷酸，即螺距为 3.4nm，双螺旋的平均直径为 2nm。这是正常生理状态下 DNA 分子的主要存在形式，也是 DNA 钠盐在较高湿度下(92%)的空间结构。

(2)A—DNA　这也是右旋的，但是螺旋体较宽而短。在高盐分时，或在脱水状态时，DNA 常以 A 型方式存在。A 型和 B 型是 DNA 的两种基本构象，是天然 DNA 的主要结构形式，并且，在转录时 DNA 会发生

B→A 的转变。

(3)Z－DNA　近来的研究发现了左手螺旋的 DNA,称 Z－DNA(图 1-30)。例如,果蝇的 DNA 分子中就有 Z－DNA 的部分。这里的 Z 表示糖和磷酸主干是 Z 形,这种类型 DNA 的双链中碱基平面与螺旋中轴不再成直角。实验证明,在生理条件的盐浓度时,DNA 可以发生 B→Z 的转变。这种转换可能与真核类中基因活性的变化有关。

此外,右手双螺旋的 DNA 还有 C、D、E 型的构象。DNA 上述的各种构象在一定条件下可以相互转变,这些转变不涉及共价键的断裂和重建,但可能与 DNA 功能的调节有关。

1963 年 K. Hoogsteen 还发现并描述了 DNA 三股螺旋结构,称 H－DNA。三股螺旋中的第三股可以来自分子间,也可以来分子内(图 1-33)。H－DNA 存在于基因调控区和其他重要区域,因而有重要的生物学功能。

图 1-32　DNA 分子中的 A－T,G－C 配对
(图中长度单位是 nm)

图 1-33　H－DNA 的结构

以前认为 DNA 的结构形式是稳定的,现在看来,DNA 的构象可以从一种形式动态地转变为另一种形式,这种转变正是基因有无活性及活性变化的基础。

DNA 二级结构类型
- DNA 双螺旋构象
  - 右旋:A、B、C、D、E 等构象
  - 左旋:Z 构象
- DNA 三螺旋构象:H 构象

} 构象可以互变,是基因有无活性及活性变化的基础

3. DNA 的三级结构　DNA 在二级结构基础上还可以产生三级结构。DNA 三级结构是 DNA 分子双螺旋链通过扭曲和折叠所形成的特定构象,超螺旋是 DNA 三级结构的一种形式。

当 DNA 双螺旋分子在溶液中以一定构象自由存在时,双螺旋处于能量最低的状态,此为松弛态。如果使这种正常的 DNA 分子额外地多转几圈或少转几圈,就会使双螺旋中形成张力。当双螺旋分子的末端是开放的时候,这种张力可以通过链的转动而释放出来,DNA 将恢复正常的双螺旋状态。但如果 DNA 分子的两端是固定的,或者是环状分子,这种额外的张力就不能释放掉,DNA 分子本身就会发生扭曲,用以抵消张力。这种扭曲称为超螺旋,也就是双螺旋的螺旋。

4. DNA 结构稳定遗传的功能序列　近年来的研究发现,在细胞有丝分裂和减数分裂过程中,要能让复制了的染色体平均而精确地分配到两个子细胞中去,染色体中的 DNA 分子必须具有三个功能单位:自主复制序列、着丝粒序列和端粒序列。

(1)自主复制序列　又叫复制起点序列,是染色体正常起始复制所必需的。真核生物的一个 DNA 分子上有多个这样的序列,并且都是相同的,因此一个 DNA 分子可同时有多个复制叉。

（2）着丝粒序列　着丝粒序列的主体由2000～30000个碱基序列相同的卫星DNA首尾串联而成，是真核生物细胞中两个姐妹染色单体附着的区域，并且通过动粒结构与纺锤丝相连，确保染色体复制得到的两个子染色体分别进入到不同的子细胞中；不同DNA着丝粒的卫星DNA序列存在差异。

（3）端粒序列　在序列组成上不同的端粒序列十分相似，都富含G，且由短的基本序列随机串联重复而成。其功能是保持线性DNA的稳定，不环化、不黏合、不被降解；也是线性DNA正常复制所必需。端粒由端粒酶催化合成，端粒酶是一种反转录酶，自身含有一个RNA分子，可作为延长DNA末端合成的模板（图4-69）。同一基因组的DNA端粒是相同的，不同基因组的DNA端粒有些差异。

5. 真核DNA结构的三个特点

（1）真核细胞的核DNA都是像上述所描述的线形双螺旋结构，而细菌的DNA、很多病毒的DNA和真核细胞的线粒体、叶绿体上的DNA却都是环形的（图1-34）。

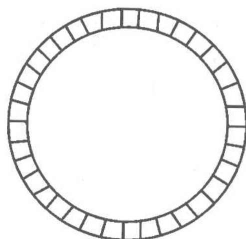


图1-34　环形DNA结构模式

（2）真核细胞DNA的结构基因有内含子和外显子之分，内含子的碱基序列没有直接转译蛋白质的功能，而外显子有转译作用；原核细胞的结构基因的碱基序列一般都有直接的转译功能。真核细胞DNA外显子的碱基序列不超过整个DNA碱基序列的10%，人细胞不过1%。

（3）真核细胞DNA分子存在一定数量的重复序列，而原核细胞中却没有。例如，小鼠的DNA有10%是高度重复的碱基序列，共含约100万个重复的碱基序列，其中有一个重复序列含有300个碱基对。

6. 真核生物基因组　基因组就是含有一个正常生物个体所需要的全部遗传信息的DNA序列，如人的22条常染色体＋XY性染色体上的全部DNA构成了人的一个基因组，水稻（$2N=24$）的一个染色体组上的全部DNA构成一个基因组。

在一个基因组中，只出现一次或少数几次的脱氧核苷酸序列，就称为单一序列，如单拷贝基因，这种序列主要是编码蛋白质的结构基因，且大多数编码蛋白质的基因都是单拷贝的。单拷贝序列在哺乳动物的DNA中一般仅占5%左右。拷贝数在10个以上的序列称为重复序列。重复次数在10^2～10^5之间，称为中度重复序列，如组蛋白基因、tRNA基因、rRNA基因以及调控基因选择性表达的基因都属于此类。重复次数在10^5以上的称为高度重复序列，每个重复单位都很短，只有1～100bp，如染色体端粒和着丝粒部分都是高度重复序列，它们没有转录的功能，可能与基因表达调控有关，在细胞分裂时可能还有纠集染色体并使之聚拢的作用。这类序列在脊椎动物DNA中约占10%。人类基因组序列如图1-35。

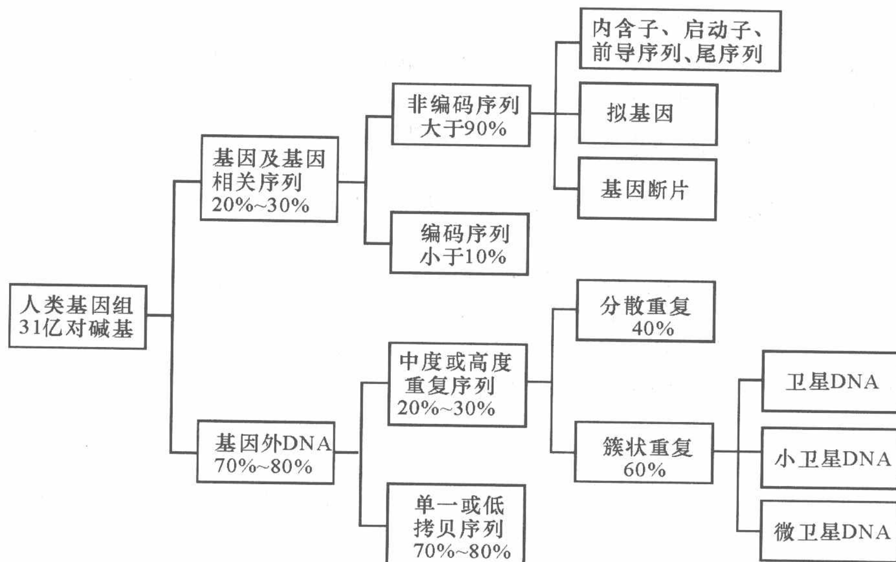


图1-35　人类基因组序列

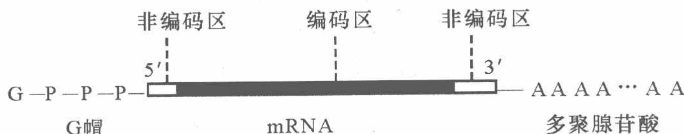
其中，前导序列和尾序列分别位于每个基因的 5′端和 3′端，它们仅被转录但不被翻译。启动子序列存在于转录起始点的上游，它调节基因的转录；启动子可延伸至上游 1000 个碱基，而其余影响转录的调节序列在更远的位点上。拟基因是正常基因的突变版本，使转录成的 mRNA 上本来没有终止密码的地方出现终止密码而不能翻译，因而拟基因是一个失活的突变基因。一个正常基因的 5′端或 3′端缺失或切开而重组，便可形成一个没有活性的基因断片。分散于基因组中或首尾相连成串的基因外 DNA 序列，目前还不清楚它们的功能，可能是基因组中新基因起源的基础，也可能是某些基因退化的遗迹。分散的重复序列广泛分布于基因组的单拷贝基因之间甚至是一些基因的内含子中，这种类型的重复序列有的还能复制自己，并将拷贝出的片段转座到基因组的另一位点上。首尾相连成串的重复序列称为簇状重复序列，根据重复序列簇长度的不同又将这些序列分为卫星 DNA、小卫星 DNA 和微卫星 DNA 三种形式，每种形式的序列簇长度分别为 100～5000kbp、100～20kbp 和 100～20kbp，而每一个序列单位长度都很短，分别为 5～100bp、12～100bp 和 1～5bp。

（二）RNA 的分子结构

核糖核酸，即 RNA，与脱氧核糖核酸不同，RNA 分子的基本组成单位是 4 种核糖核苷酸，具体是：第一，天然 RNA 大多是一条单链分子，其许多区域自身发生回折，使可以配对的一些碱基相遇，而由 A 与 U，G 与 C 之间以氢键相连，构成局部的双螺旋，约 40%～70%的碱基参与了双螺旋；不能配对的碱基则形成环状突起。第二，RNA 所含戊糖是核糖而不是脱氧核糖。第三，RNA 的 4 种碱基是 A、U、G、C，即不含胸腺嘧啶 T，而含尿嘧啶 U。

RNA 的种类很多，主要有下列 3 种类型（表 1-6）：信使 RNA（简称 mRNA），核糖体 RNA（简称 rRNA）及转移 RNA（简称 tRNA）。此外还有核不均 RNA（简称 hnRNA，是 mRNA 的前身），核小分子 RNA 等。各种 RNA 都在细胞核中产生，即由相应 DNA 转录合成，经加工后，进入细胞质，在细胞质中发挥作用。

1. mRNA　mRNA 为单链分子，长短不一，相对分子质量在 150000～2000000 之间。mRNA 的数量占细胞内 RNA 总量的 3%～5%。真核细胞 mRNA 分子有 2 个特点：①3′端有 150～200 个腺苷酸（A）顺序，即多聚腺苷酸（polyA）的尾，是 mRNA 从细胞核通过核孔进入细胞质所必需的，并能提高 mRNA 在细胞质中的稳定性。②5′端是一个甲基化的鸟苷酸，即 G 帽，保护 mRNA 免遭核酸酶的破坏，使 mRNA 能与核糖体小亚基结合并开始合成蛋白质，可被蛋白质合成的起始因子所识别，从而促进蛋白质合成。



mRNA 是遗传信息的携带者。它由 DNA 控制合成，转录了 DNA 的遗传信息，并把这些信息带到核糖体上，作为蛋白合成的模板，因此称为信使。

2. tRNA　tRNA 分子，无论在原核细胞还是在真核细胞，都是只含 80 个左右核苷酸的小分子。目前已测出 400 多种 tRNA 的一级结构，除个别例外，均具有类似的三叶草二级结构。tRNA 是单链分子，但分子中约有一半核苷酸彼此以氢键互补相连造成局部的双链，并成为 L 形的三维分子，展平后就成了三叶草形，其结构特点有（图 1-36）：

（1）不同 tRNA 分子具有某些恒定不变的核苷酸序列。tRNA 的 3′端是一个 CCA 序列，在蛋白质合成时，活化的氨基酸以酰基形式附着在这一端的 A（腺嘌呤）上的。tRNA 的 5′端大多是一个磷酸化的甲基鸟苷酸（pG）。还有一些核苷酸序列也是很少有变化的，如第 8 位的尿（U）苷酸，第 14 位的腺（A）苷酸，第 18、19、33 位，等等，都是不变的核苷酸，图 1-36B 所示。



（2）具有四环四臂的空间结构。环上的碱基没有配对，臂上的碱基都是配对的。可变环不是所有tRNA都有的。反密码环上的 3 个核苷酸组成反密码子（其碱基的阅读方向是从 5′→3′的）。反密码子是tRNA在蛋白质合成时与 mRNA 上互补的密码子相连接的部位，也就是 tRNA 识别密码子的部位。

（3）具有某些稀有碱基。tRNA 的碱基组成很特殊，除 A、U、G、C 四种碱基外，还含有一些特殊的碱

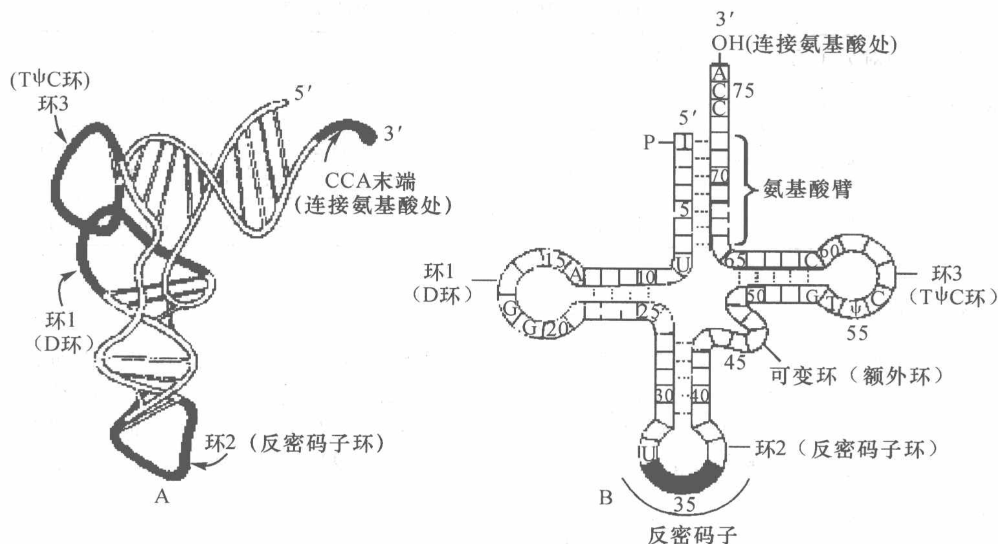
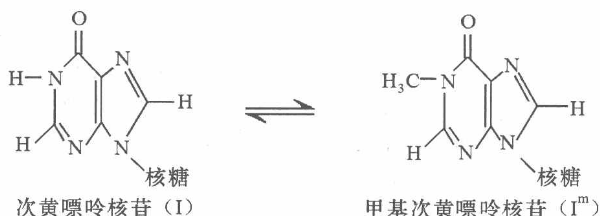


图 1-36　tRNA 分子结构的四环与四臂(氨基酸臂、D 臂、反密码子臂和 TΨC 臂)

A. 酵母苯丙氨酸 tRNA 的立体构象　B. tRNA 的三叶草状的核苷酸序列

基,如位于反密码环上可能有次黄嘌呤核苷(简称 I)、甲基次黄嘌呤核苷(简称 I^m),它们的作用将在后面说明;二氢尿嘧啶(D)是环 1 所特有,假尿嘧啶(Ψ)是环 3 上所特有。



tRNA 约占整个细胞中 RNA 的 15%。每个细胞中一般有 50 种以上的 tRNA,有的真核细胞甚至可多达 100 多种,用来搬运不同的氨基酸。

3. rRNA　是细胞中含量最多的一类 RNA,约占细胞中 RNA 的 82%;也是在 3 类 RNA 中相对分子质量最大的一类 RNA。不同 rRNA 有其特殊的二级和三级结构(图 1-37),与蛋白质结合成核糖体,并在核糖体中占有 60%左右的质量。现已证明,在原核细胞中 rRNA 的功能是:①在蛋白质合成时,小亚基上的 16S rRNA 分子的一些序列与小亚基和 mRNA 及一些蛋白质合成因子的结合有关;②大亚基上的 23S rRNA 分子中的特定区域有催化肽键形成的作用;③作为 mRNA 的支架和决定核糖体的形状。现已证明,真核细胞核糖体大亚基的 28S rRNA 与 23S rRNA 一样,具有肽基转移酶的作用。核糖体中的蛋白质只是维持 rRNA 的构象因而起辅助作用。

4. RNA 的其他功能　1981 年 Cech 发现了 RNA 的催化作用,并提出了核酶的概念,现在发现的核酶大部分参加 RNA 的加工和成熟,也有发现可催化肽键的形成。

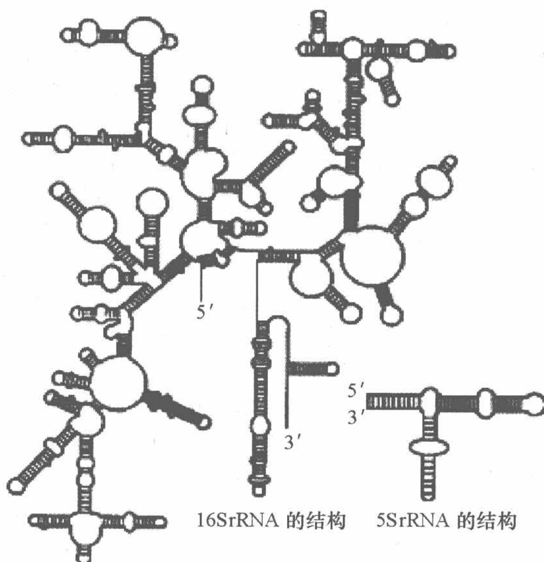


图 1-37　原核细胞中 16S 和 5S rRNA 的结构

表 1-6　mRNA、tRNA 和 rRNA 之间的比较

RNA 类型	相对分子质量	含量(%)	结构特点	作　　用
mRNA	较大	5～10	线形	携带遗传信息
tRNA	最小	5～10	三叶草形，含有 I、I^m 等碱基	将 mRNA 携带的遗传信息翻译成蛋白质的氨基酸顺序
rRNA	最大	约 82	有二级、三级结构	支持 mRNA，催化肽键形成

四、核酸的性质

1. 一般理化性质　核酸由于含有磷酸基和碱基，所以是两性电解质，并因磷酸的酸性较强而表现为酸性。核酸可被酸、碱或酶水解成不同程度的降解产物。RNA 能在室温条件下被稀碱水解成核苷酸，而 DNA 对碱较稳定，因此常用于测定 RNA 的碱基组成或从溶液中去除 RNA。D-核糖与浓盐酸和甲基间苯二酚共热产生绿色；D-2-脱氧核糖与酸和二苯胺共热产生蓝紫色。可利用这两种糖的特殊颜色反应以区别 DNA 和 RNA，并做定量测定。

DNA 为白色纤维状固体，RNA 为白色粉末；都微溶于水，不溶于一般有机溶剂，常用乙醇从溶液中沉淀核酸。DNA 溶液的黏度极高，RNA 溶液的黏度要小得多。

2. 核酸的紫外吸收性质　核酸中的嘌呤和嘧啶环的共轭体系强烈吸收 260～290nm 波段的紫外光，其最高的吸收峰接近 260nm。由于蛋白质在这一光区仅有很弱的吸收，因此可以利用这一特性来定位蛋白质与核酸在细胞中的分布。

五、核酸结构的稳定性

核酸结构相当稳定，其主要原因有：①碱基对间的氢键。虽然氢键很弱，但数目极多，因而总的作用力较大。②碱基堆积作用。由于碱基都是疏水的，在 DNA 双螺旋和 RNA 的螺旋区，碱基堆积成有规律的疏水核心。这对于维持核酸空间结构起到主要作用。③环境中的阳离子。如细胞中的 Na^+、K^+、Mg^{2+} 等阳离子，以及带正电荷的组蛋白等均可与磷酸基团结合，消除静电斥力，对核酸的结构有重要的稳定作用。

六、核酸的变性和复性

1. 核酸的变性

(1)变性的概念　核酸变性指双螺旋区的氢键断裂，空间结构破坏，形成单链无规线团状态的过程。变性只涉及次级键的变化，磷酸二酯键的断裂称为核酸降解。核酸变性后，260nm 的紫外吸收值明显增加，称为增色效应。同时黏度下降，生物学功能部分或全部丧失。这些性质可用于判断核酸的变性程度。

凡可破坏氢键、妨碍碱基堆积作用和增加磷酸基静电斥力的因素均可促进变性作用的发生。因此，热、酸、碱、尿素、甲醛等都可以引起 DNA 变性。

(2)热变性和 T_m　加热 DNA 的稀盐溶液，达到一定温度后，260nm 的吸光度骤然增加，表明两链开始分开，吸光度增加约 40%后，变化趋于平坦，说明两链已完全分开。这表明 DNA 变性是个突变过程，类似结晶的熔解，因此，将紫外吸收的增加量达到最大增量一半时的温度值，即加热使溶液中 DNA 分子的 50%成为单链时所需温度称为解链温度(图 1-38)，又称熔解温度，记作 T_m。T_m 值的范围很窄，一般在 70～85℃，并且不同 DNA 的 T_m 有所差异。因为 DNA 分子中，A 与 T 配对，氢键数是 2 个，G 与 C 配对，氢键数是 3 个，所以 G、C 含量多，DNA 稳定性愈高，愈加不容易由热或碱引起变性。

2. 核酸的复性　变性后成为单链的 DNA，在适当条件下又能回复成为双链 DNA，这称为 DNA 复性或退火。把 DNA 投放在含有 0.18mol/L 食盐和 0.018mol/L 枸橼酸钠的溶液中，以 100℃加热 10 分钟，可以完全分开成为单链。变性后的 DNA 如果慢慢冷却，时间经过 10 小时以上，DNA 复性完全。因为在这个时间里，互补的碱基间又形成氢键。两链必须经过多次试探性碰撞才能形成正确的双链互补区。但是如果加热到 100℃的溶液迅即冷却，则 DNA 仍然保持单链状态。

影响复性快慢的因素主要有：单链片段浓度越高、单链片段长度越短、片段内的重复序列越多、消除磷酸基负电性越低，DNA 双链的复性越快。

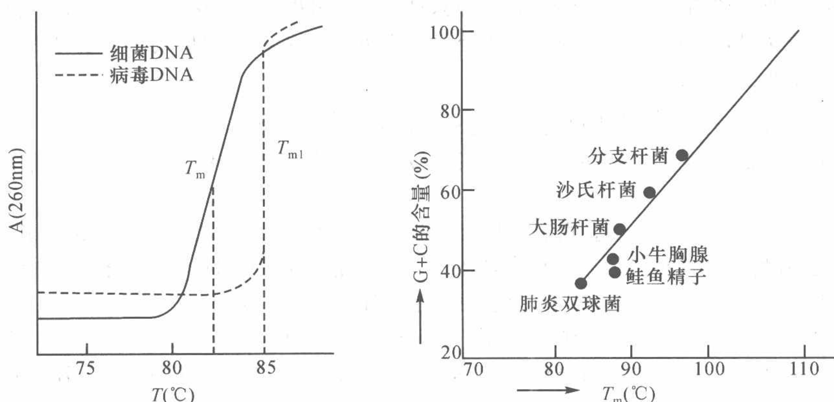


图 1-38 DNA 的熔点(左)和 DNA 的 T_m 与其 G+C 含量的关系(右)

3. 核酸变性和复性的应用—分子杂交 在退火条件下，不同来源的 DNA 互补区形成双链，或 DNA 单链和 RNA 链的互补区形成 DNA－RNA 杂合双链的过程称为分子杂交。其基本原理是，变性和复性仅影响互补碱基对间氢键的打开和重新形成，可用于制备单链 DNA，并利用单链 DNA 分子进行多核苷酸链间的分子杂交。

分子杂交广泛用于测定基因拷贝数、基因定位、确定生物的遗传进化关系、测定异源双链的同源性(即碱基序列间的相似性)，及估算 G、C 碱基对在 DNA 链中所占的比例等，在近代遗传学研究中有很多用处。

通常对天然或人工合成的 DNA 或 RNA 片段进行放射性同位素或荧光标记，做成探针，经杂交后，检测放射性同位素或荧光物质的位置，寻找与探针有互补关系的 DNA 或 RNA。

生物的特征是由生物大分子决定的。生物大分子有 4 类：核酸、蛋白质、多糖和脂质复合物。糖和脂质复合物是由酶(蛋白质)催化合成的，它们与蛋白质在一起增加了蛋白质结构与功能的多样性。蛋白质的合成取决于核酸，然而生物功能需要通过蛋白质来实现，包括核酸合成也有赖于蛋白质的作用。因此，最重要的大分子是核酸和蛋白质。生物大分子和有关生物分子与无机分子或离子共同构成生物机体不同层次的结构；生物大分子之间以及与其他分子之间的相互作用决定了一切生命活动。

第六节 酶

一、酶学概述

(一)酶的定义和化学本质

酶是活细胞产生的具有生物催化活性的有机物。目前发现的绝大多数酶的化学本质是蛋白质，少数是核酸。此外，有些酶还含有非蛋白质的辅因子。

(二)酶的命名

至今为止，已发现的酶有 4000 多种，实际远多于这个数字。酶的命名有习惯命名法和系统命名法。

1. 习惯命名法 依据：①酶的作用底物，如淀粉酶；②催化反应的类型，如脱氢酶；③有的则将上述两者结合起来，如琥珀酸脱氢酶；④有的还冠以酶的来源或其他特征，如唾液淀粉酶。

2. 系统命名法 国际酶学委员会提出的系统命名法规定，每种酶的名称应明确写出底物及催化反应的类型，同时还要有一个由 4 个数字组成的系统编号。现以催化下列反应的酶作为例子来说明：



ATP＋肌酸 $\rightleftharpoons$ ADP＋磷酸肌酸

该酶的习惯名称是肌酸激酶。系统名称是 ATP－肌酸磷酸转移酶，它的系统编号是 EC2.7.3.2。

国际生物化学会酶学委员会(Enzyme Commission)将酶分成以下的六大类：1. 氧化还原酶类；2. 转移酶类；3. 水解酶类；4. 裂合酶类；5. 异构酶类；6. 合成酶类。

肌酸激酶的系统编号 EC： 2. 7. 3. 2

酶大类 亚类 亚亚类 序号

系统命名原则及系统编号是相当严格的，一种酶只有一个名称和一个编号。国际酶学委员会规定在发表以酶为主题的论文时，在第一次出现酶的正文处要标明酶的系统编号，平时仍可使用习惯名称。

（三）酶的组成和类型

1. 按酶的化学组成分类　酶分为单纯蛋白酶和结合蛋白酶两大类。

(1)单纯(蛋白)酶　该类酶水解的产物仅有氨基酸。如唾液淀粉酶、胃蛋白酶等大多数的水解酶都属于单纯酶。

(2)结合(蛋白)酶　该类酶由酶蛋白和辅助因子构成，即：全酶 = 酶蛋白 + 辅助因子。辅助因子有的是金属离子，也有的是有机小分子，它们对热稳定。只有当酶蛋白与辅助因子结合后才有酶的催化作用，它们单独存在都没有催化能力。在全酶中，酶蛋白决定酶催化的专一性。

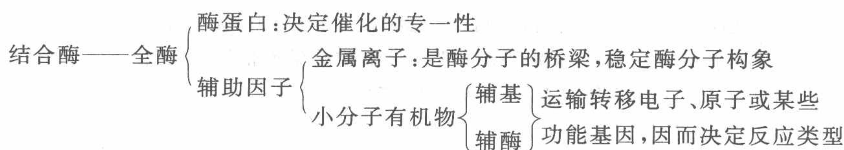
作为辅助因子的金属离子，它们或者是酶分子的桥梁，或者为稳定酶蛋白分子构象所必需。这些元素可分为大量元素和微量元素。大量元素包括：钙、镁、钠、钾、磷、硫和氯，需要量大，每天需要量接近克，它们常具有一种以上的功能。微量元素(表 1-7)类似于维生素的需要量，每天仅需要毫克或微克的量。

作为辅助因子的小分子有机物，如维生素、NAD^+ 等，它们本身无催化作用，在酶促反应中一般起运输转移电子、原子或某些功能基团的作用，因而决定酶催化反应的类型。小分子有机物的辅助因子又可分为辅酶和辅基两种。辅酶是指与酶蛋白结合疏松，用透析法容易将它与蛋白质部分分开的有机小分子，如 NAD^+、$NADP^+$、CoA 等；大多数辅酶含有维生素成分或本身就是维生素。辅基是与酶蛋白结合牢固、不易被分离的小分子有机成分，如生物素、铁卟啉、FAD 等，它们与酶蛋白以共价键结合。辅酶和辅基没有严格界限，只在于它们与酶蛋白结合的程度不同。

表 1-7　微量元素及其生物化学功能

元素	生物化学功能的例子
铁	过氧化氢酶和细胞色素氧化酶的辅基
碘	甲状腺激素的合成原料
铜	细胞色素氧化酶的辅基
锰	精氨酸酶和其他酶的辅因子
锌	脱氢酶类，DNA 聚合酶，碳酸酐酶的辅因子
钴	维生素 B_{12} 的组分
钼	黄嘌呤氧化酶的辅因子，固氮酶成分
硒	谷胱甘肽过氧化物酶和其他酶类的辅因子
钒	硝酸还原酶的辅因子
镍	脲酶的辅因子
铬	血糖的适当利用。功能不够清楚
锡	骨的形成。功能不够清楚
氟	骨的形成。功能不够清楚
硅	结缔组织和骨的形成。功能不够清楚
砷	不清楚。

全酶的酶蛋白对辅酶或辅基有高度的选择性，一种酶蛋白与特定的辅酶或辅基结合成为一种特定的全酶，当与另一种辅酶或辅基结合时就会失去活性。辅酶或辅基种类有限，一种辅酶或辅基往往可以与多种酶蛋白结合成为多种特定的全酶，只不过是这些全酶的催化反应类型不同。



2.按酶分子的特点分类 酶又可分为单体酶、寡聚酶和多酶复合体。

(1)单体酶 单体酶一般只有一条肽链,如溶菌酶、胰蛋白酶;但也有单体酶是由多条肽链组成的,只是这些肽链之间以二硫键结合,如胰凝乳蛋白酶。单体酶种类较少,一般多为催化水解反应的酶。

(2)寡聚酶 寡聚酶由两个或两个以上(多为偶数)亚基(肽链)以非共价键结合而成。这些亚基种类是相同的或不同的。寡聚酶大多以聚合形式才具有活性,解聚形式是无活性的。相当数量的寡聚酶是调节酶,如苹果酸脱氢酶、己糖激酶、过氧化氢酶、RNA 聚合酶等。

(3)多酶复合体 多酶复合体由几种酶靠非共价键彼此嵌合而成。所有反应在多酶复合体中的相应酶上顺序进行。这类多酶复合体相对分子质量很大,如脂肪酸合成中的脂肪酸合成酶复合体由 7 种酶和一个酰基携带蛋白构成。常见的还有固氮酶复合体、ATP 合成酶复合体,等等。

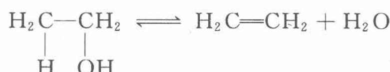
3.按酶促反应类型分类 一般把酶分成以下六大类:

(1)氧化还原酶类 催化底物进行氧化还原反应的酶类。反应通式:$AH_2+B \rightleftharpoons A+BH_2$。如乳酸脱氢酶、细胞色素氧化酶。

(2)转移酶类 能催化底物之间进行某些基团的转移和交换。反应通式:$A-R+B \rightleftharpoons A+B-R$。如转甲基酶、己糖激酶、谷丙转氨酶等。

(3)水解酶类 催化底物发生水解反应的酶类。反应通式:$AB+H_2O \rightleftharpoons AOH+BH$。如脂肪酶、蛋白酶。

(4)裂合酶类 裂合酶类(或称裂解酶类)催化从底物上移去一个基团而留下双键的反应或其逆反应。反应通式:$AB \rightleftharpoons A+B$。如醛缩酶、水化酶、脱羧酶及脱氨酶等。催化以下反应的酶就属于裂合酶类。



(5)异构酶类 催化同分异构体互相转化的酶类。反应通式:$A \rightleftharpoons B$。如磷酸丙糖异构酶。

(6)合成酶类 催化两分子底物合成一分子化合物,同时还必须耦联有 ATP(或其他 NTP)的磷酸键断裂的酶类。反应通式:$A+B+ATP \rightleftharpoons AB+ADP+Pi$。如谷氨酰胺合成酶、丙酮酸羧化酶。

4.组成酶和诱导酶 细胞基本代谢活动所必需的酶叫做组成酶,它们的合成与细胞中是否有某种特殊物质无关,如 ATP 的合成酶和水解酶、各种呼吸酶就是细胞的组成酶。如果细胞中只有在某些特定的物质存在或不存在时才能合成的酶叫诱导酶,例如大肠杆菌中只要有乳糖存在时才能合成半乳糖苷酶,只有缺乏色氨酸时才能合成色氨酸合成酶。生物诱导酶的产生能提高对环境的适应能力。

(四)酶促反应特点

1.高度的专一性(又称特异性) 细胞中许多生物化学反应都需要有特殊的酶催化,而每一种酶又都有自己独特的三维空间结构,其构象决定了酶促反应具有专一性。酶的专一性包括结构专一性和立体异构专一性。结构专一性包括绝对专一性、相对专一性和键专一性等。

过氧化氢酶属于绝对专一性的酶,只能催化 H_2O_2 的分解;同样,琥珀酸脱氢酶只能催化琥珀酸脱氢生成延胡索酸。胰蛋白酶属于相对专一性的酶,能够催化水解碱性氨基酸的羧基所形成的肽键,而对此肽键氨基端的氨基酸残基没有要求。二肽酶属于键专一性酶,对任何二肽的肽键水解都有催化作用。乳酸脱氢酶属于立体异构专一性酶,只能催化 L-乳酸脱氢生成丙酮酸,对 D-乳酸则无作用。

酶的专一性可以用"酶一底物的'钥匙与锁'模型"(图 1-39)来理解。

2.很高的催化效率 有些酶促反应只涉及电子的转移,转移速度在 10^8/s 数量级;更多的酶促反应涉及电子和质子两者或其他基团的转移,转移速度在 10^3/s 数量级。一般酶促反应速度要比非酶促反应快几十万倍,甚至上千万倍。

3.在常温常压和 pH 接近中性的条件下进行 细胞环境条件会直接影响到酶的活性,而每一种酶又都有自己最合适的催化条件。例如温度影响分子运动,最适温度能使底物分子与酶的活性中心有最高接触比

率，比较高的温度会改变酶的三维空间结构，使酶蛋白变性，从而失去生物学功能。人体内大多数酶最适的温度为35℃～40℃，与体温基本一致。盐浓度和pH也是影响酶活性的重要因素，仅有少数酶可以容忍极端高盐环境，这是因为盐离子不利于维持酶空间结构的某些化学键。大多数酶最适pH是接近生物体液pH条件，大约在6～8之间。

（五）酶的活性和变性

1.酶活性的概念　酶催化一定化学反应的能力称为酶的活性或酶的活力，其大小可用在一定条件下所催化的某一化学反应的速率来表示。酶活性在一定条件下是固定不变的，在提取、纯化酶的过程中酶活力不断得到提高，这是因为酶的纯度不断提高而减少了其他酶和蛋白质干扰的结果。酶活力可用总活力（即指总的酶量）和比活力（即酶纯化的程度）两种方式来表示。

2.酶的活力单位　用于衡量酶的总活力大小，或者说是酶量的多少。1961年国际酶学会议规定：在特定条件下（温度、pH值等），在1分钟能转化1μmol底物的酶量，或是转化底物中1μmol有关基团的酶量为1个酶活力单位。

在研究酶促反应能力时发现，在反应初期其反应速率是恒定的，随着反应时间的延长，酶促反应速度逐渐下降。这可能是由于底物浓度降低，或pH值和温度的改变，或产物对酶有抑制作用，或有部分酶失活等。酶的活力单位是以酶促反应的初速度作为标准的。

3.酶的比活力　是指每毫克酶蛋白所具有的酶的活力单位，表示为“单位/mg蛋白质”。

4.酶的变性　酶的化学本质绝大多数是蛋白质，目前发现有少数的酶属于RNA。因此，当酶受外界理化因素如强酸、强碱、重金属盐、有机溶剂、生物碱、高温、紫外线等影响时，其分子内部原有的高度有序性的结构会发生改变和破坏，导致酶的催化功能丧失，这种现象称为酶的变性。

二、酶的作用机制

（一）酶的活性部位

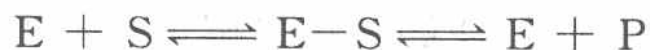
酶的催化作用只在酶分子的某个区域发生。这一区域是酶分子中能同底物结合而起催化反应的空间，是酶活性的关键结构部位，故称酶的活性部位或活性中心。活性部位是大分子表面少数几个氨基酸侧链组成的小凹或沟状部分。这些氨基酸可能是相邻的，也可能相距较远，但分子折叠后而相邻，并共同形成活性中心。在四级结构的酶分子中，活性中心甚至可由不同肽链上的氨基酸残基组成。

酶的活性中心基团可分为两类：一类为直接与底物结合的基团，称为结合基团，它决定了酶的专一性。另一类为直接参与催化反应的基团，称为催化基团，它决定了催化反应的性质。也存在一些基团同时兼有这两种性质。酶的活性中心基团通常是：丝氨酸的—OH，组氨酸的咪唑基，半胱氨酸的—SH，天冬氨酸和谷氨酸侧链上的—COOH等，这些基团又称必需基团。

在结构上具有相同或十分相似的活性中心的不同的酶，虽然在理化性质和电泳行为等方面可能是不同的，但能催化同一化学反应，这些酶互称为同工酶。如催化乳酸脱氢氧化生成丙酮酸的酶就发现了5种类型的同工酶。

（二）酶—底物复合学说

1913年，L. Michaelis和M. Menton提出了酶—底物复合物的学说。按照他们的学说，酶促反应可以用下式表示：



$$E + S \rightleftharpoons E-S \rightleftharpoons E + P$$

其中，E代表酶，S代表酶催化的对象（即底物），P代表产物，E—S为不稳定的中间产物，因此这一学说又称中间产物学说。

酶分子先与底物分子结合，生成“酶—底物复合物”（酶与底物之间是共价或非共价结合的），然后复合物分开生成产物P，酶又恢复游离状态，重新参加反应。酶的特异性决定于酶分子与底物结合的部分，即活性部位或活性中心的精确结构。

后来，“中间产物学说”同时得到了英国的D. Keilin和美国的B. Chance的实验支持。关于酶的活性中心和底物结合的机理，有“钥匙—锁模型”和“诱导—楔合模型”。

1.“钥匙—锁模型”　关于酶的活性中心和底物结合的机理，早在1890年，德国化学家E. Fischer就提

出了著名的“钥匙一锁模型”。他认为底物和酶分子的关系，就像钥匙和锁相配一样，一把锁只能被一把钥匙打开，或是被在构象上相近的钥匙打开(图 1-39)。这一学说在一定程度上解释了酶促反应的特性。但实际上，酶的活性中心并不像这个模型中所显示的那样固定不变；并且这个模型不能解释可逆反应，因为底物和产物的结构是不同的。

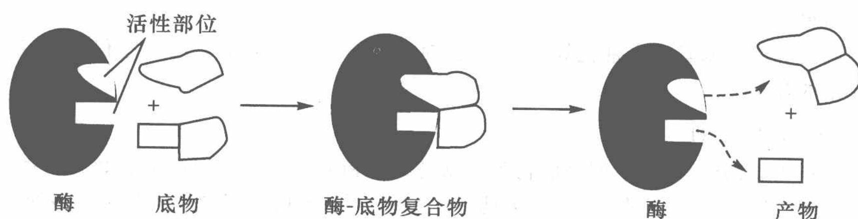


图 1-39　酶一底物相互作用的“钥匙一锁模型”

2.“诱导一楔合模型”　1958 年，D. E. Koshland，Jr 提出的“诱导一楔合模型”克服了“钥匙一锁模型”的缺点。按照这一模型(图 1-40)，酶与底物结合时，底物能诱导酶分子的构象发生变化，使酶分子能与底物很好地结合，从而发生催化作用。酶的 X 射线衍射研究证明，酶与底物结合时，酶分子的构象的确发生了变化。

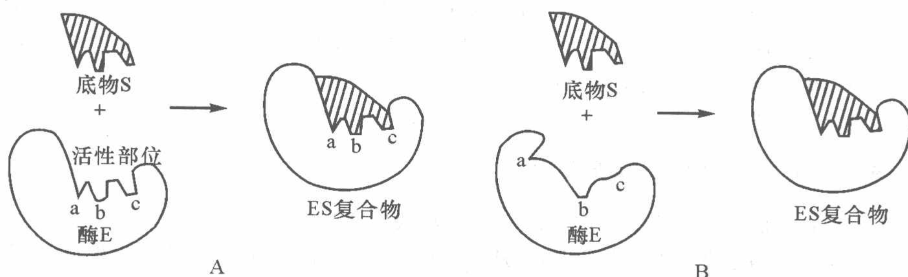


图 1-40　酶与底物相互作用的模型

A. 钥匙与锁模型，酶的活性部位构象不变　B. 诱导一楔合模型

酶和底物相互作用而产生酶一底物复合物这一过程十分重要。在实验室内进行一个化学反应，首先需要给以活化能，所以需要加热。酶促反应不需加热，不必给以活化能。这是因为酶和底物的相互作用要释放一些结合能，以使酶一底物复合物稳定。而有了结合能的释放，酶就可以降低化学反应所需的活化能了。

(三)酶起催化作用的实质就是降低底物的活化能

在酶促反应中，酶并不是给反应加入能量，而是通过降低活化能屏障加速反应(图 1-41)。酶为什么会降低酶促反应活化能屏障？现在一般认为，从底物角度来说，当底物进入酶活性中心区域得到集中、浓缩后，由于酶和底物的相互作用，致使两者的构象都发生了变化，此时底物分子内某些基团电子密度发生了变化，形成所谓电子张力，使与之相连的敏感键一端变得更加敏感，更易断裂。产生稳定的酶一底物共价中间物，此中间物很容易变成过渡态，使反应活化能大为降低，这样底物就可以越过活化能屏障而形成产物。

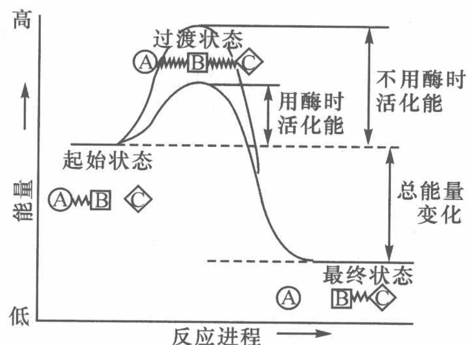


图 1-41　酶降低了反应的活化能

(四)酶具有更高催化效率的主要原因

1. 邻近定向效应　是指底物和酶活性部位的邻近，对于双分子反应来说也包含酶活性部位上底物分子之间的邻近。这样就大大提高了活性部位上底物的有效浓度，使分子间反应近似于分子内的反应，同时还为分子轨道交叉提供了有利条件，使底物进入过渡态时的熵变负值减小，反应活化能降低，从而大大地增加了“酶一底物中间产物”进入过渡态的几率。

2.“张力”和“形变”　底物结合可以诱导酶分子构象的变化，而变化的酶分子又使底物分子的敏感键产

生“张力”和“形变”,从而促进“酶一底物中间产物”进入过渡态。这实际上是酶与底物诱导楔合的动态过程。

3.酸碱催化　酶活性部位上的某些基团可以作为良好的质子供体或受体,对底物进行酸碱催化。

4.共价催化　某些酶可以和底物生成不稳定的共价中间产物,这种共价中间产物进一步生成产物要比非催化反应容易得多。

以上这些因素确实使酶具有高催化效率。但是,对于某一个特定的酶促反应过程来说,所起作用的因素可能只是其中的几个。

(五)酶促反应的序列

酶促反应具有很高的特异性,它们的底物和产物是各不相同的。一个细胞中有数百种的酶,而这些以上酶都有序地位于细胞特定的空间结构上。因此,一个细胞可以同时进行数百种甚至更多的酶促反应。这些酶促反应在细胞中不是独立发生的,而是互有联系的。不同的反应可以彼此顺序连接起来,第一个反应的产物是第二个反应的底物,第二个反应的产物又是第三个反应的底物。这样就形成了一个反应接一个反应来完成各种化学过程的酶促反应序列:



细胞中常有多种由 2 个到 20 多个甚至更多的酶促反应组成的序列。每种序列都有自己的功能。有些序列可以氧化有机营养物使之成为简单的最终产物,从中提取化学能。另一些序列是把简单的前体分子合成复杂的大分子。这些序列反应进而组合成细胞的代谢网络。酶促反应的这种通过产物—底物连接起来的特征具有重要的生物学意义:它使细胞中物质和能量的代谢高度严格有序,它规定了细胞中的化学反应总是沿着特定路线进行。因此,一个小小的细胞中,化学反应虽然很多很多,却能有条不紊地完成。

三、影响酶作用的因素和细胞调控

影响酶促反应速度的因素有酶的浓度(mol/L)、底物浓度(mol/L)、pH、温度、抑制剂和激活剂等。酶促反应速度指的是反应初速度。因为在一定量的底物和一定量的酶进行酶促反应的过程中,反应速度是在逐渐变小的(图 1-42)。研究某一因素对酶促反应速度的影响时,要在保持其他因素不变的情况下,单独改变待研究的因素。

(一)酶的浓度

当底物浓度大大超过酶的浓度时,酶的浓度与反应速度呈正比例关系(图 1-43)。

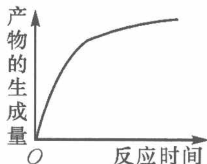


图 1-42　酶促反应过程曲线,其中的曲线斜率大小为反应速率的大小

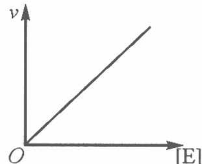


图 1-43　酶浓度与反应速度的关系(v 为反应速度,[E]为酶浓度)

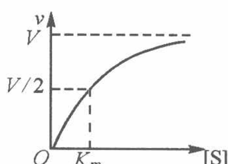


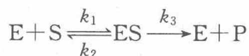
图 1-44　底物浓度与反应速度的关系(v 为反应速度,[S]为底物浓度)

(二)底物浓度

1.底物浓度对酶促反应速度的影响　在酶浓度和 pH、温度等条件不变的情况下,底物浓度对反应速度影响的作图是矩形双曲线(图 1-44)。当底物浓度很低时,反应速度随底物浓度的增加而急骤加快。随着底物浓度的升高,反应速度的增加幅度不断下降。如果继续加大底物浓度,其反应速度不再增加,说明酶已被底物所饱和。所有酶都有饱和现象,只是达到饱和时所需底物浓度各不相同。

2.米氏方程式　Michaelis 和 Menten 根据中间产物学说推导了能够表示整个反应中底物的摩尔浓度[S]和反应速度 v 关系的公式,称为米氏方程式。

(1)米氏方程式的推导　根据中间产物学说,酶反应分两步进行:



$$E+S \underset{k_2}{\overset{k_1}{\rightleftharpoons}} ES \xrightarrow{k_3} E+P$$

式中，k_1、k_2、k_3 代表各反应的速度常数。如：游离的酶 E 和反应物 S 的反应速度 $v_1 = k_1[E][S]$。

当反应达到恒稳状态时，ES 的生成速度等于 ES 的分解速度，亦即反应体系中 ES 的浓度维持不变。此时，

$$k_1[E][S] = k_2[ES] + k_3[ES] = (k_2 + k_3)[ES]$$

所以 $\frac{[E][S]}{[ES]} = \frac{k_2+k_3}{k_1}$，令 $\frac{k_2+k_3}{k_1} = K_m$，则有：$\frac{[E][S]}{[ES]} = K_m$

用 Et 代表酶的总浓度。则有：$[E] = [Et] - [ES]$，并代入上式，得

$$\frac{([Et]-[ES])[S]}{[ES]} = K_m\text{，经整理得到：}[ES] = \frac{[Et][S]}{K_m+[S]} \quad \cdots\cdots (1)$$

因为酶促反应速度 v 由有效的酶浓度，即 ES 的浓度决定，所以，$v = k_3[ES]$，得 $[ES] = v/k_3$，代入(1)式，并经整理，得

$$v = \frac{k_3[Et][S]}{K_m+[S]} \quad \cdots\cdots (2)$$

若反应体系中的底物浓度极大而使酶完全饱和时，所有的酶都以中间产物 ES 的形式存在，即$[Et] = [ES]$，此时即达到最大反应速度 V。所以 $V = k_3[Et]$，并将$[Et] = V/k_3$ 代入(2)即得米氏方程式的三种表达形式：

$$v = \frac{V[S]}{K_m+[S]} \quad \cdots\cdots ①$$

或

$$v = \frac{V}{1+\frac{K_m}{[S]}} \quad \cdots\cdots ②$$

或

$$K_m = [S]\left(\frac{V}{v}-1\right) \quad \cdots\cdots ③$$

如果温度、pH、某种酶的起始数量等条件一定，式中的 V 和 K_m 就是一个常数。所以，米氏方程式圆满地表示了底物浓度和反应速度之间的关系。

(2)米氏方程式的意义

①当底物浓度低时，$K_m \gg [S]$，米氏方程式①中分母中[S]一项可忽略不计，得：

$$v = \frac{V}{K_m}[S]$$

即反应速度与底物浓度成正比，符合一级反应。

②当底物浓度很高时，$[S] \gg K_m$，米氏方程式②中 K_m 项可忽略不计，得：

$$v = V$$

即反应速度与底物浓度无关，符合零级反应。

③当反应速度 v 等于最大反应速度 V 的一半时，即 $v = V/2$ 时，代入米氏方程式③得，

$$K_m = [S]$$

由此可知，米氏常数 K_m 的含义是反应速度为最大反应速度一半时的底物浓度。米氏常数的单位为浓度单位(mol/L，mmol/L)。米氏常数是酶的特征性物理量。一种酶在一定条件下，对某一底物有一定的 K_m 值，因此通过测定 K_m 的数值，可以鉴别酶。

④当 $k_2 \gg k_3$ 时，$K_m \approx k_2/k_1$，可用来表示酶和底物的亲和力。K_m 大时表示酶和底物的亲和力弱；K_m 小时则表示酶和底物的亲和力强。

(3)测定某种酶促反应的 K_m 和 V 的方法　测定的方法很多，但最常用的要算 Lineweavet-Burk 的作图法，即双倒数作图法。

取米氏方程式倒数形式：

$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{V} \times \frac{1}{[S]} + \frac{1}{V}$$

若以 $1/v$ 对 $1/[S]$作图，即可得如图 1-45 中的直线。此直线在纵轴上的截距为 $1/V$，在横轴上的截距为 $-1/K_m$，直线的斜率为 K_m/V。这样可以很方便地求出 K_m 和 V。

（三）温度

温度对酶促反应速度的影响表现在两个方面：一方面是当温度升高时，与一般化学反应一样，酶促反应速率加快。反应温度每升高10℃，其反应速度提高一倍。另一方面，酶是蛋白质，其本身因温度升高到一定高度时而变性，破坏其活性中心的结构，从而降低反应速度或完全失去其催化活性。温度对酶促反应速度的影响由这两方面综合决定（图 1-46）。

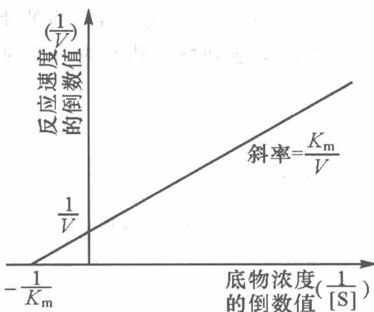


图 1-45　底物浓度的倒数值与反应速度的倒数值之间的线性关系

在某一温度时，酶促反应的速度最大，此时的温度称为酶作用的最适温度。通常动物体内酶的最适温度为 35℃～40℃，植物体内酶的最适温度为 40℃～50℃。酶的最适宜温度不是一个固定值，其大小常受底物种类、作用时间、pH 等因素的影响。一般来说，反应时间越长，酶的最适宜温度就较低，反则反之。酶的固体状态比在溶液中对温度的耐受力要高；因此，通常酶制剂以固体保存为佳。

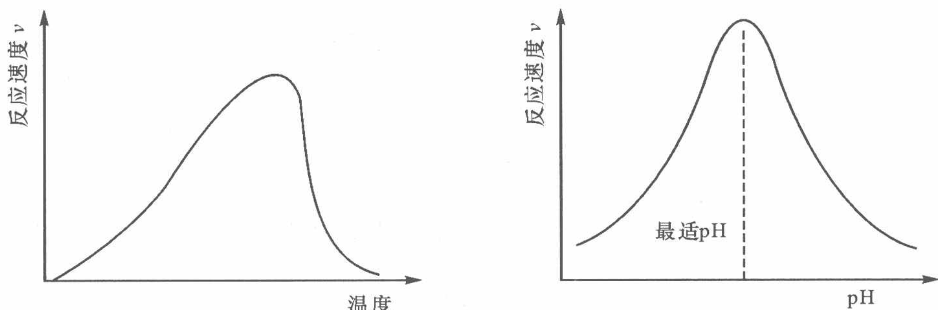


图 1-46　温度和 pH 对酶促反应速度的影响

高温下处理过的酶，其结构和活性被破坏后难以恢复；低温下处理过的酶，其结构和活性易于恢复。

（四）pH 值

酶分子中含有许多极性基团，在不同的 pH 环境中，这些基团的解离方式不同，所带电荷的种类和数量也不尽相同，酶的活性中心往往只处于某一解离状态时最有利于同底物结合。酶催化活性最大时的环境 pH 值称为酶作用的最适 pH。溶液的 pH 值高于或低于最适 pH 时都会降低酶的活性，远离最适 pH 值时甚至会导致酶发生变性失活，如图 1-46。

（五）酶活性的调控

酶活性的调控因素主要有酶的激活剂、抑制剂、底物、产物和激素等，其调控方式相应的主要有以下四个方面。

1. 酶的激活调节　激活剂是指能使无活性的酶原成为有活性的酶，或能提高酶活性的一类物质，包括一些无机离子（如 K^+、Na^+、Mg^{2+}、Zn^{2+}、Fe^{2+}、Ca^{2+} 等阳离子和 Cl^-、Br^- 等阴离子）、中等大小的有机分子（如半胱氨酸、氰化物等）和具有蛋白质性质的大分子物质（有使酶原激活的作用）。如 Cl^- 是唾液淀粉酶，Mg^{2+} 是 RNA 酶，Mn^{2+} 是醛缩酶，Mg^{2+}、Mn^{2+} 和 $C_O{}^{2+}$ 是脱羧酶的激活剂等。在制备这些酶的过程中，极易丢失无机离子，因此必须注意即时补充。

生物体内合成的蛋白质，有时不具有生物活性，经过蛋白水解酶专一作用后，结构发生变化，形成酶的活性，变成活性蛋白。这个不具生物活性的蛋白质称为前体。如果活性蛋白质是酶，这个前体称为酶原。该活化过程是生物体的一种调控机制。这种调控作用的特点是激活过程不可逆。如胰蛋白酶原、凝血酶原等都需要经过特定的蛋白水解酶的专一作用后才能成为有活性的酶。酶原的激活过程，实质上是酶活性部位形成或暴露的过程。

2. 酶的抑制调节　与激活剂相反，凡能使酶的必需基团或酶活性中心的基团的化学性质改变而降低酶的活性，甚至使酶完全丧失活性的物质称为酶的抑制剂。抑制剂与失活剂不同，抑制剂对酶活性的影响具有选择性但不引起酶蛋白的变性。失活剂使酶蛋白变性而失去酶的活性，如强酸、强碱、酒精和丙酮等有机

溶剂都有失活剂的作用，其失活作用是无选择性的。抑制剂分为不可逆抑制剂和可逆抑制剂两类。

（1）不可逆抑制剂　不可逆抑制剂与酶分子以共价键进行不可逆的结合，使酶永久失活，甚至使酶分子受到破坏；不能通过透析、超滤或凝胶过滤等物理方法除去抑制剂而使酶复活。因此，在酶促反应体系中加入一定量的不可逆抑制剂，使有效酶的绝对量减少，如图 1-47A、B。

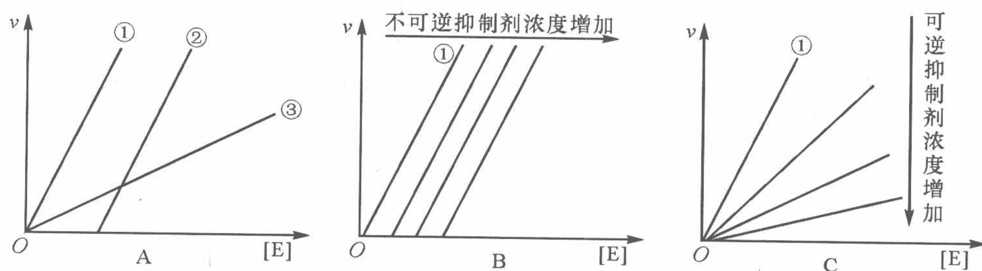


图 1-47　可逆抑制剂与不可逆抑制剂的区别

A. 有、无抑制剂的作用效果曲线　B. 不可逆抑制剂三种不同浓度的作用效果曲线

C. 可逆抑制剂三种不同浓度的作用效果曲线　①无抑制剂　②不可逆抑制剂　③可逆抑制剂

许多毒物都是酶的不可逆抑制剂，例如，氰化物抑制细胞色素氧化酶，神经毒物（如有机磷杀虫剂）抑制乙酰胆碱酯酶，此外还有有机磷农药、有机汞、有机砷、氰化物、硫化物、CO、青霉素等。由于这类抑制作用是不可逆的，因而它们甚至会造成细胞乃至生物体的死亡。杀虫剂和一些抗生素药物也是通过对酶的不可逆抑制而起作用的，例如，青霉素不可逆地抑制细菌转肽酶，从而抑制新细胞壁的产生，起到杀菌的作用。重金属如 Ag^{+}、Cu^{2+}、Hg^{2+}、Pb^{2+}、Fe^{3+} 等以及有机汞化合物，在高浓度时能与酶分子中的—SH 络合而不可逆地抑制酶的活性。F^{-}、CN^{-} 等能与某些酶分子中的金属离子络合而使酶活性受到抑制。

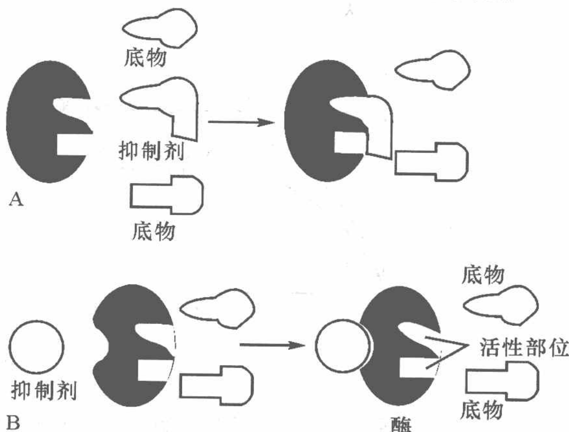
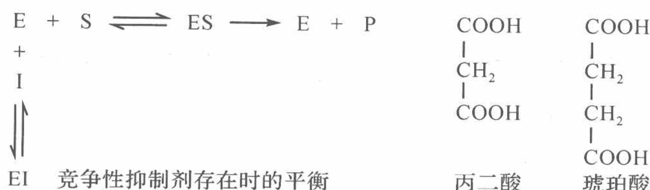


图 1-48　酶的竞争性抑制（A）和非竞争性抑制（B）

（2）可逆抑制剂　可逆抑制剂与酶分子以非共价键（如氢键）进行可逆的结合，能用透析、超滤或凝胶过滤等物理方法除去抑制剂而使酶恢复活力。因此，在酶促反应体系中加入一定量的可逆抑制剂，使有效酶的平均催化效率下降，如图 1-47。可逆抑制剂分为竞争性抑制剂、非竞争性抑制剂（图 1-48）和反竞争性抑制剂三类。

①竞争性抑制剂　竞争性抑制剂的分子构象往往和底物相似，能和底物竞争酶活性中心的结合位点，使酶不能与底物结合，因而酶的平均活性下降。例如，丙二酸是琥珀酸脱氢酶的竞争性抑制剂，它的结构与该酶的底物——琥珀酸（丁二酸）相近，所以有竞争性，能和琥珀酸争夺琥珀酸脱氢酶的结合位点。在竞争抑制过程中，底物或抑制剂与酶的结合都是可逆的，并存在一定的平衡。



其中，I 为竞争性抑制剂，EI 和 ES 都是中间产物。当底物浓度足够大，远远高于竞争性抑制剂时，竞争性抑制剂几乎不起作用，因此，加入竞争性抑制剂的多少对一定量的酶的最大反应速度 V 没有影响，但 K_m 值会增加，如图 1-49A、B。

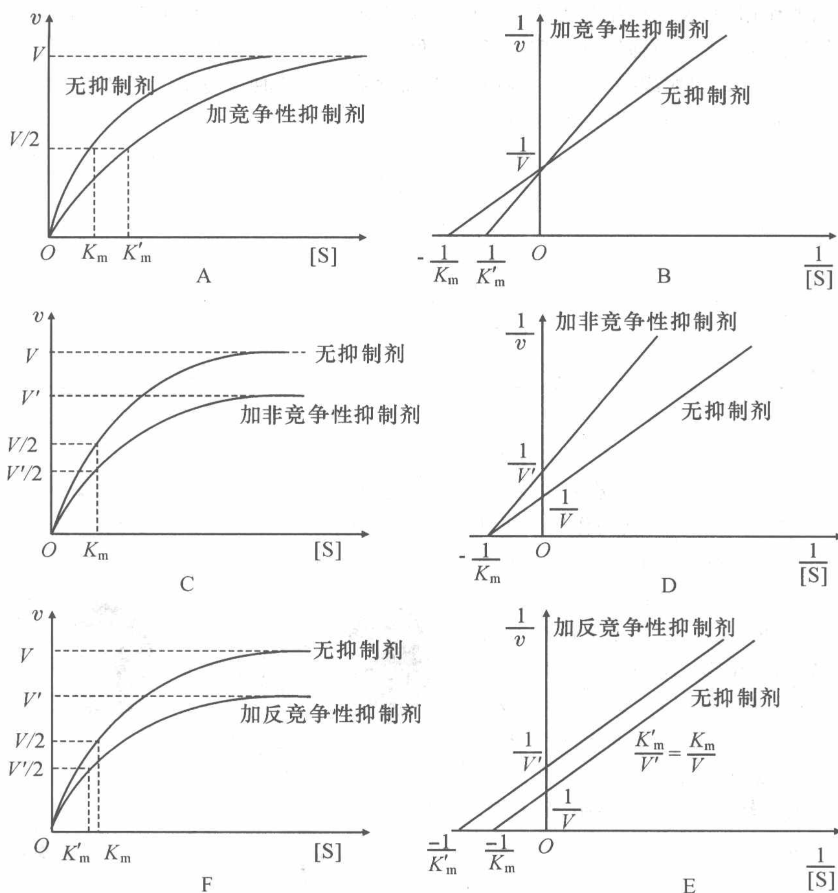
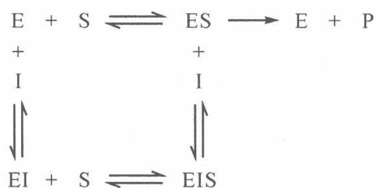


图 1-49　三类可逆抑制剂对酶促反应影响的区别

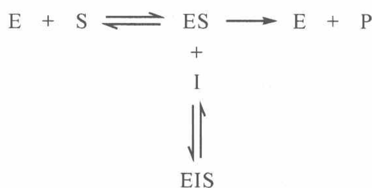
②非竞争性抑制剂　非竞争性抑制剂的结构和底物不同，它们不与底物竞争酶的结合位点，而是与酶分子的其他部位可逆地结合，引起酶分子构象的变化，使活性中心不能再与底物结合，从而抑制酶的反应。许多重要的非竞争性抑制剂，都是细胞内的正常代谢物，它们通过这种方式来调节细胞内的某些酶的活性。当反应产物抑制了前一反应步骤，从而调节了生物化学途径，即称负反馈；如果产物是促进了前一反应步骤，就称为正反馈。正、负反馈同时存在是细胞内代谢活动自我调控的最重要的一种机制。

但也有些重金属离子如 Ag^{+}、Hg^{2+}、Cu^{2+}、Pb^{2+} 等以及有机汞化合物，在低浓度时能与酶分子中的—SH络合而抑制酶的活性，这一抑制一般可以使用金属螯合剂如 EDTA、半胱氨酸等螯合除去有害的重金属离子而恢复酶的活力。某些需要金属离子维持活性的酶也可被非竞争性抑制所抑制，如 F^{-}、CN^{-}、N_3^{-} 等金属络合剂可与金属离子络合而使酶活性受到抑制。

在非竞争性抑制中存在如下的平衡，并对一定量的酶的最大反应速度 V 有很大的影响，但不影响 K_m 的大小(图 1-49C、D)。



非竞争性抑制剂存在时的平衡



反竞争性抑制剂存在时的平衡

③反竞争性抑制剂 这类抑制作用的特点是：抑制剂只能与酶底物复合物进行可逆性结合，不能直接与单独的酶分子结合，并存在上述平衡。可见，这类抑制剂能降低一定量的酶的最大反应速度 V 和 K_m 值，但 K_m/V 比值不变，如图 1-49E、F。

(3)可逆抑制作用与不可逆抑制剂作用的鉴别 除了用透析、超滤或凝胶等方法能否除去抑制剂来区别可逆抑制作用和不可逆抑制作用外，还可采用动力学的方法来鉴别。

在测定酶活力系统(底物浓度足够大)中加入一定量的抑制剂，然后测定不同酶浓度的反应初速度，以初速度对酶浓度作图。在测活系统中不加抑制剂时，初速度对酶浓度作图得到直线(图 1-47①)；当测活系统中加入一定量的不可逆抑制剂时，抑制剂使一定量的酶失活，只有加入的酶量多于这些不可逆抑制剂抑制的量时，才表现出酶活力，不可逆抑制剂的作用相当于把原点向右移动相当的距离(图 1-47A②)；在测活系统中加入一定量的可逆抑制剂后，由于抑制剂的量是恒定的，因此得到一条通过原点、但斜率较低的直线(图 1-47A③)。如果在不同抑制剂浓度下，每一个抑制剂浓度都作一条初速度和酶浓度关系曲线，不可逆抑制剂可以得到一组不通过原点的平行线，而可逆抑制剂得到一组通过原点但斜率不同的直线(图 1-47B、C)。

3. 酶的别构调节 酶分子的非催化部位与某些化合物可逆地非共价结合后发生构象的改变，进而改变酶活性的状态，称为酶的别构调节。这种被调节的酶称为别构酶。别构酶的反应初速度不服从米氏方程式的关系，如图 1-50。这种影响别构酶活性的化合物称为效应物或别构剂。别构效应物主要是底物、代谢中间产物或终产物，以及小分子核苷酸类物质等。别构效应物有的和酶分子结合后使酶反应速度加快，这类别构剂称为别构激活剂，通常是别构酶的底物；反之，称为别构抑制剂，一般是代谢反应的终产物。

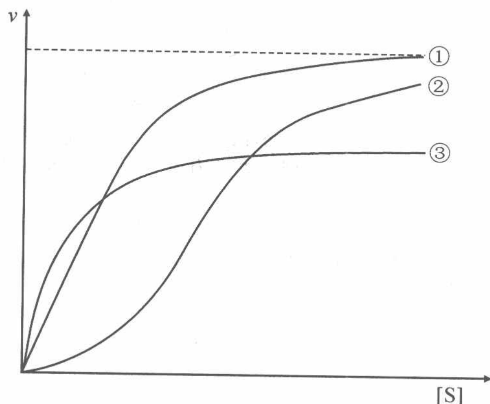


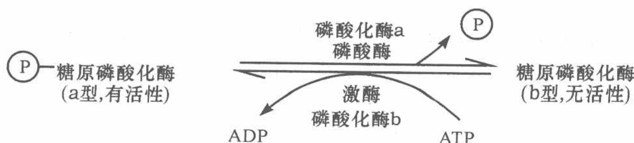
图 1-50 别构酶与非别构酶动力学曲线的比较

①非别构酶的米氏曲线；②别构激活效应曲线；③别构抑制效应曲线

别构调节普遍存在于生物界，许多代谢途径的关键酶利用别构调节来控制代谢途径之间的平衡。如 G-6-P 是糖原合成酶的激活剂，又是己糖激酶的抑制剂；ATP、柠檬酸都是果糖磷酸激酶和丙酮酸激酶的别构抑制剂，二磷酸果糖和 Pi 又是它们的别构激活剂，这里的 ATP 的别构调节不属于反馈调节。

反馈调节属于别构调节中的一种类型，反馈调节主要是通过代谢途径中与酶有直接关联的化合物进行的。

4. 可逆的共价修饰调节 这种调控作用通过共价调节酶的活性进行。共价调节酶通过其他酶(如蛋白激酶)对其多肽链上某些基团进行可逆的共价修饰，使之处于活性与非活性的互变状态，从而调节酶的活性。现已证明，蛋白质的磷酸化与脱磷酸化过程是生物体内存在的一种普遍的调节方式，几乎涉及所有的生理及病理过程。如糖原磷酸化酶的共价修饰调节活性如下：



共价修饰调节能引起酶分子共价键的变化，而且因其是酶促反应，故对调节信号有放大效应，因此其调节效率比别构调节更高。例如，肾上腺素和胰高血糖素对磷酸化酶 b 的激活就属于这种类型。只要有极微量的肾上腺素或胰高血糖素到达耙细胞，就会使细胞内 cAMP 含量升高，然后通过级联放大，最终使无活力磷酸化酶 b 型大量转变为有活力的磷酸化酶 a 型。如图 1-51 所示。

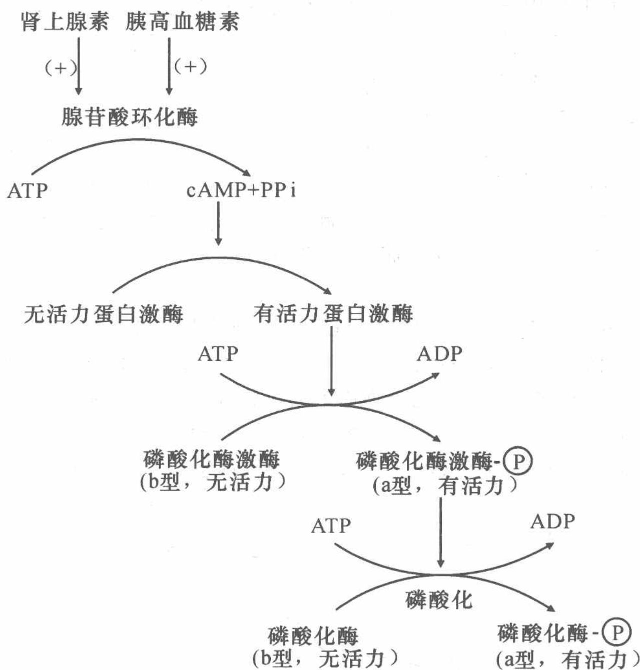


图 1-51　磷酸化酶激活的级联反应

这种调节的特点是：反应灵敏，节能，机制多样，加之常受激素甚至神经的调节，导致级联式放大反应。

第七节　维生素

一、维生素概述

维生素是参与生物生长发育和代谢所必需的一类微量有机物。这类物质由于人体内不能合成或者合成量不足，所以虽然需要量很少，每日仅以 mg 或 μg 计算，如正常人每天所需 V_A0.8～1.6mg，但必须由食物供给。维生素在生物体内的作用不同于糖类、脂肪和蛋白质，它们不是作为碳源、氮源或能源物质，不是用来供能或是生物体的组成部分。绝大多数维生素作为酶的辅酶或辅基的组成成分，在物质代谢中起重要作用。机体缺乏维生素时，物质代谢就会发生障碍，这样引起的疾病称为维生素缺乏症(表 1-8)。

维生素是由 vitamin 一词翻译而来，其名称一般是按发现的先后，在“维生素”之后加上 A、B、C、D、E 等字母来命名。还有，初发现的以为是一种，后来证明是多种维生素混合存在，便又在字母右下方注以 1，2，3，…等数字加以区别，例如 B_1、B_2、B_6 及 B_{12} 等。

二、维生素的分类和辅酶的关系

维生素都是小分子有机物，它们在化学结构上无共同性，有脂肪族、芳香族、脂环族、杂环和甾类化合物等。通常根据其溶解性质分为脂溶性和水溶性两大类。在生物体内维生素多以辅酶或辅基的形式存在。

(一)水溶性维生素

水溶性维生素包括维生素 B 族、硫辛酸和维生素 C(图 1-52)。属于维生素 B 族的主要有维生素 B_1、

B_2、PP、B_6、泛酸、生物素、叶酸及 B_{12} 等。生物素又称维生素 H，是转移羧基的辅酶，因而参与三大物质代谢。这类辅酶在肝脏内含量最丰富。与脂溶性维生素不同，进入体内的多余水溶性维生素及其代谢产物均自尿中排出，体内不能多储存。当机体饱和后，食入的维生素越多，尿中的排出量也越大。

表 1-8　维生素的类型和缺乏症

维生素		缺乏症	主要所在	功　能
水溶性维生素	B_1（硫胺素）	脚气病，多发性神经炎	糙米、粗面粉、酵母、肝、猪肉、水果	丙酮酸脱羧酶的辅酶前体。起醛基转移和 α-酮酸的脱羧作用
	B_2（核黄素）	角膜充血、结膜炎、视觉障碍、舌唇溃疡	乳类食物、蛋、酵母、麦芽、叶类蔬菜	FAD 和 FMN 的组成部分。起氧化还原反应
	B_6（吡哆醛和吡哆胺）	搐搦、皮炎、抗体系统损伤	肉、蛋、肝、新鲜蔬菜、豆类	转氨酶的辅酶。起氨基酸转氨基、脱羧作用
	B_5（泛酸）	肾上腺皮质机能障碍、脚及脚趾麻痹、抗体系统损伤	动植物组织	辅酶 A 的成分。转移酰基
	B_{12}（钴胺素）	恶性贫血	肝、肉类	核酸代谢的辅酶。有甲基化、氢原子重排作用，促红细胞成熟
	生物素（维生素 H）	动物皮炎及结膜炎（人无明显症状）	多种食物，如肝、酵母、新鲜蔬菜等	脂肪和糖原合成、氨基酸代谢的辅酶。传递 CO_2、是多种羧化酶的辅酶
	烟酰胺	厚皮症（皮炎、腹痛、麻木、精神障碍）	肉、酵母、全麦	NAD^+、$NADP^+$ 的组成部分。转移氢原子（电子）
	叶酸	贫血、抗体系统损伤、生长停滞	叶状蔬菜、肝	核酸和氨基酸代谢的辅酶，传递一碳单位
	C（抗坏血酸）	坏血症（牙龈出血、齿松、贫血、关节肿痛、消瘦、憔悴）	柑橘类、番茄，其他水果	羟基化反应辅助因子。胶原纤维合成，保持结缔组织基质
脂溶性维生素	A（视黄醛）	皮肤、上皮角质化、眼组织角质化导致干眼症或全盲、夜盲	蔬菜、水果、胡萝卜、蛋黄、鱼肝油	视紫红质和视紫蓝质的主要成分，保持上皮组织健康
	D（钙化醇）	软骨症	卵黄、乳品、鱼肝油	骨骼生长，促进钙、磷的吸收和代谢
	E（生育酚）	肌肉和神经机能失调、红细胞破坏导致贫血、雄性不育	植物油、麦芽、绿色蔬菜、肉类、卵等各种动植物性食物	抗氧化，防止细胞膜损伤
	K（叶绿醌）	出血、血凝缓慢	绿色蔬菜	促血液凝结，参与氧化还原反应

1. 维生素 C　又名抗坏血酸，是一种分子最简单的维生素。多数动、植物能用葡萄糖等原料合成抗坏血酸；但人等灵长类动物，以及某些鸟类、某些鱼类和某些昆虫等不能，只能依靠食物来提供。食物中如严重缺少抗坏血酸，细胞间质的发育不正常、胶原纤维停止合成，还要发生坏血症。烹煮不当，可使食物中的抗坏血酸破坏殆尽。

2. 维生素 B　包括多种在化学上不属于同类、但在功能上却很相似的化合物，这些化合物常是一同存在的。维生素 B 族在生物体内通过构成辅酶而发挥对物质代谢的影响，如在细胞呼吸中起重要作用。这类辅酶在肝脏内含量最丰富。

(1)维生素 B_1 与羧化辅酶　又称硫胺素，是大多数脊椎动物和某些微生物所必需的 B 族维生素，人缺少 B_1，就要发生脚气病。在生活细胞中，维生素 B_1 以硫胺素焦磷酸的形式存在，后者是丙酮酸脱羧酶的辅酶。

(2)维生素 B_2 与黄素辅酶　又称核黄素。细胞呼吸过程中的辅基 FMN 和 FAD 都是核黄素化合物。FMN 是电子传递链中氢的载体之一。植物细胞都能合成核黄素，高等动物不能自己合成，必须从食物中

获得。

(3)维生素 PP 与辅酶Ⅰ、辅酶Ⅱ　维生素 PP 包括烟酸和烟酰胺。烟酰胺是 NAD 和 NADP 的主要成分。植物和多种动物都能利用色氨酸等氨基酸合成烟酸。

(4)泛酸与辅酶 A　泛酸是辅酶 A 的主要成分，辅酶 A 是与乙酰结合成乙酰 CoA 进入三羧酸循环。植物能合成泛酸，但脊椎动物不能，只能从食物中获得泛酸。

吡哆醛和吡哆胺(维生素 B_6)的磷酸盐是转氨酶的辅酶。

(5)钴胺素　维生素 B_{12} 含化学元素——钴(Co)，它的作用与红细胞的形成有关。恶性贫血的重要起因之一就是缺乏或不能吸收维生素 B_{12}，或不能把吸收的维生素 B_{12} 转化为有活性的分子。动、植物都不能合成维生素 B_{12}，只有某些微生物能够合成。人和哺乳动物都是依靠自己消化道中的微生物来合成维生素 B_{12} 的。

(6)叶酸　叶酸是植物细胞中普遍存在的一种 B 族维生素，由于最早是在菠菜叶中发现的，所以称为叶酸。叶酸有促进动物红细胞生长发育的作用，但它的更重要的作用则是促进某些核苷酸的合成。所以叶酸对于细胞分裂的正常进行是必需的。缺少了叶酸，动物就可能贫血，并且不能正常生长和发育。

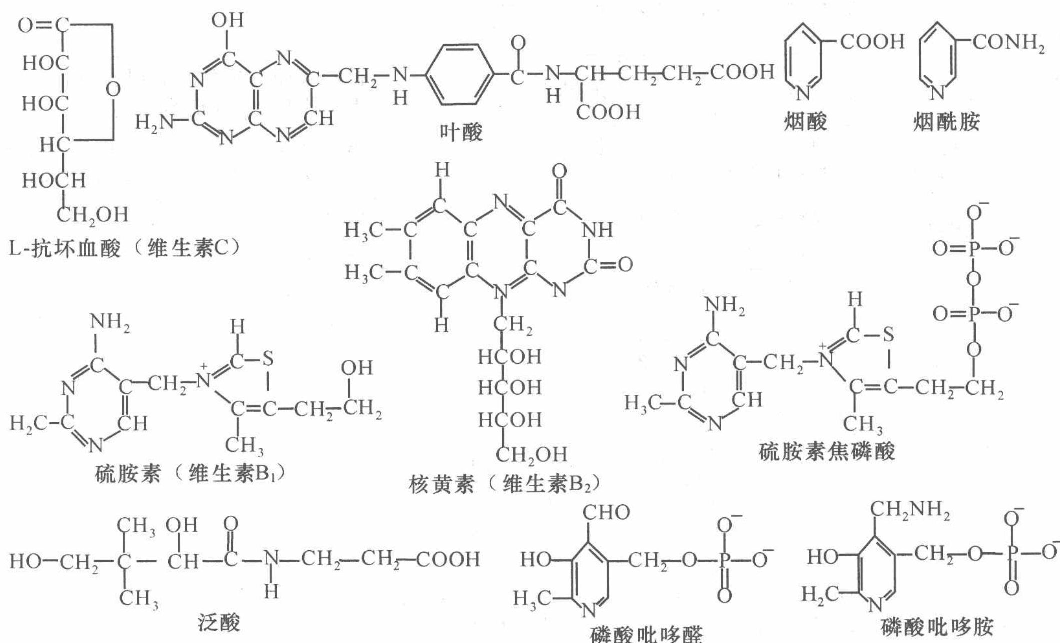


图 1-52　主要水溶性维生素分子

(二)脂溶性维生素

维生素 A、D、E、K(图 1-14)等不溶于水，而溶于脂肪及有机溶剂中，故称为脂溶性维生素。在食物中，它们常和脂质共同存在，因此在肠道吸收时也与脂质的吸收密切相关。当脂质吸收不良时，脂溶性维生素的吸收大为减少，甚至会引起缺乏症。吸收后的脂溶性维生素可以在体内，尤其是在肝内储存。

脂溶性维生素对于脊椎动物是必需的。无脊椎动物体内虽然也可以含有这类物质，或和这类物质十分相似的物质，但它们都不起维生素的作用。这说明，生物进化的过程中，原已存在的一些物质可被赋予新的功能。

1. 维生素 A　又称视黄醛，人和哺乳动物体内缺乏时，眼、皮肤、呼吸、消化以及泌尿、生殖系统的上皮细胞变硬、角质化，抗感染的能力降低，各种腺体也因上皮细胞不正常而萎缩。骨骼的生长也可因维生素 A 的缺乏而受到阻碍。最显著的维生素 A 缺乏症发生在视网膜。在幼儿和少年，维生素 A 缺乏可出现干眼症，继续发展可导致全盲。在成人，维生素 A 缺乏时易出现夜盲症。维生素 A 是视网膜中感光细胞(视杆细胞和视锥细胞)的感光物质的主要成分。维生素 A 缺乏，感光细胞中的感光物质含量少，对光不敏感，所以夜间或在弱光下视力很差。

蔬菜、水果，特别是胡萝卜中含有类胡萝卜素的物质，其中有几种胡萝卜素在人体肠黏膜和肝细胞中都能转化为维生素 A。鱼肝油中维生素 A 的含量特高。但服用过多，反而不利，使骨变脆、易折。

2. 维生素 D 又名钙化醇，是类固醇物质，有多种形式，最重要的是维生素 D_2。各种维生素 D 都能促进人的小肠对钙、磷的吸收和代谢。儿童食物中如缺乏维生素 D 就会患佝偻病。蛋黄、鱼肝油中富含维生素 D。紫外线照射能使皮肤中的固醇类物质转变为维生素 D。热带人几乎没有佝偻病，就是由于阳光充足之故。

3. 维生素 E 又称生育酚，最早是在植物油中发现的。有抗氧化的作用，能防止不饱和脂肪酸的自身氧化，因而有保护生物膜的功能，使生物膜中的不饱和脂肪酸不至于因氧化变硬，使膜遭到破坏。

4. 维生素 K 又称叶绿醌，对正常的血液凝结有重要作用。缺乏维生素 K 可使血凝缓慢，甚至出现大出血。通常，人肠道中的细菌能合成维生素 K，足够人体之用，但如肠吸收脂类和脂溶性物质的机能发生障碍，就可出现维生素 K 缺乏症。

在各类维生素中，烟酸、泛酸、叶酸、维生素 B_{12}、维生素 E 多是由消化道中的微生物来合成的。

前面所述的各种物质共同构成了生命的物质基础，就是靠这些物质的有序组合才构成了具有生命活动的细胞乃至生物体，如结构蛋白质、核酸、磷脂和无机盐，以及大量的水等都是结构物质；另有一些物质能为生物体的生命活动提供能量，如 ATP、磷酸肌酸、糖类和脂肪等都是能源物质；还有一些含量虽然很少，但对相应生命活动具有重要的调节作用，如酶、激素和维生素等都是活性物质。有了这些物质的共同作用，才能表现出生命现象。



第二章　细胞生物学的发展简史

一、细胞的发现(大约 1665—1674 年)

除病毒以外的所有生命体都是由细胞及其代谢产物所构成的。但在 17 世纪前，人们只能凭借肉眼进行观察，超过了肉眼最小分辨值(约 100μm)则属于不可知范畴。

1604 年荷兰眼镜商 Jansen 创造了地球上第一台显微镜。在此基础上，英国物理学家 Robert Hooke 用自制显微镜观察了大量生物体内部结构，并于 1665 年出版了《显微图谱》一书。书中 Robert Hooke 描述了组成软木(栎树皮)及其他植物组织结构类似蜂窝状的小室，并将其取名为“cell”(细胞)。尽管 Hooke 观察到的并非生活细胞，但却是人类有史以来第一次看到的细胞轮廓，所描绘的也是生物学史上第一个细胞构造图。Hooke 的显微镜只能放大约 30 倍，限制了他进一步发现活细胞及细胞的内部结构。

1674 年，荷兰布商 Anton van Leeuwenhoek 为了检查布的质量，亲自磨制透镜，装配了一台能放大 300 倍左右的显微镜，并观察到了血细胞、原生动物、人类和哺乳动物的精子。这是人类历史上第一次观察到完整的活细胞。他把自己观察到的结果写信报告给英国皇家学会，得到了充分肯定，并很快成为世界知名人士。

光学显微镜的发明和应用，促进了细胞的发现和细胞学的建立与发展，使人们对于生物体的认识从个体水平进入到了细胞水平。光学显微镜的分辨力可以达到 200nm。

二、细胞学说的创立(大约 1838—1858 年)

最早认识到活细胞各结构作用的是布朗(R. Brown)。他研究兰科和萝藦科植物细胞，发现了细胞核。德国植物学家施莱登(M. Schleiden)于 1838 年发表了著名论文“论植物的发生”，指出细胞是一切植物结构的基本单位。这篇论文的发表标志着细胞学说的形成。

1839 年，另一位德国人施旺(T. Schwann)发表了名为“显微研究”的论文，明确指出，动物及植物结构的基本单位都是细胞。他说：“生物体尽管各不相同，其主要部分的发育则遵循着一个统一的原则，这一原则就是细胞的生成。”这些就是有名的细胞学说的主要内容。其实在施莱登和施旺之前，法国科学家拉马克(J. B. Lamarck，1744—1829)就已经指出：“不是细胞状的组织或不是由细胞状组织构成的任何物体都不可能有生命。”所以拉马克已经认识到“细胞状组织”与生命的关系了。施莱登和施旺提出细胞理论以后，1858 年，德国医生和细胞学家微耳和(R. Virchow，1821—1902)提出了“细胞来自细胞”这一名言，也就是说，在现在的条件下，细胞只能来自细胞，而不能从无生命的物质自然发生。这是细胞学说的一个重要发展，也是对生命的自然发生学说的否定。1880 年，魏斯曼(A. Weissmann，1834—1914)更进一步提出，所有现在的细胞都可以追溯到远古时代的一个共同祖先，这就是说，细胞是连续的和历史的，是进化而来的。至此，一个完整的细胞学说就建成了。

细胞学说的基本内容概括起来有以下四点：①所有生物都是由细胞和细胞产物所构成的；②新细胞只能由原来的细胞经分裂而产生；③所有细胞都具有基本上相同的化学组成和代谢活性；④生物体总的活性可以看成是组成生物体的各相关细胞的相互作用和集体活动的总和。

细胞学说的提出对生命科学的发展具有重大的意义。恩格斯说：“有了这个发现，有机的有生命的自然产物的研究——比较解剖学、生理学和胚胎学才获得了巩固的基础”。人们通常称 1838—1839 年施旺和施莱登确立的细胞学说，1859 年达尔文确立的进化论和 1866 年孟德尔确立的遗传学为现代生物学的三大基石，而实际上，可以说细胞学说又是后两者的“基石”。对细胞结构的了解是其他一切生命科学和医学分支进一步发展所不可缺少的。

三、细胞学的经典时期(大约 1876—1900 年)

细胞学说建立后,很自然地掀起了对多种细胞进行广泛的观察与描述的高潮,各主要的细胞器和细胞分裂活动被发现,构成了细胞学的经典时期。这一时期标志性成果主要有:原生质理论的提出,三种细胞分裂的发现和研究,中心体、染色体、高尔基体和线粒体等细胞结构的发现和研究。这一时期的研究,主要是在显微镜下的形态描述。

1840 年普金耶(Pukinje)和 1846 年冯·莫尔(Von Mohl)首次将动物、植物细胞的内含物称为"原生质"。1861 年,舒尔策(Max Schultze)提出了原生质理论,认为有机体的组织单位是一小团原生质,这种物质在一般有机体中是相似的。1880 年,Hanstein 提出了"原生质体"的概念,因此细胞的最后概念就变成由细胞膜包围的一团原生质,分化为细胞核与细胞质。这一名词显然比 cell(细胞,小室)更确切了。但由于 cell 一词已经通用,所以就沿用下来。然而,这一重要的基本概念的深化,使人们对细胞的研究展现出新的面貌。

四、实验细胞学时期(大约 1900—1953 年)

细胞学的发展主要是采用实验的手段研究细胞学的问题,将这一时期称为实验细胞学时期。其特点是从形态结构的观察深入到生理功能、生物化学、遗传发育机制的研究。由于实验研究不断同相邻学科结合、渗透,导致了一些重要分支学科的建立和发展,如细胞遗传学、细胞生理学、细胞化学等。

五、细胞生物学的诞生和发展

1931 年世界上第一台电子显微镜的问世和应用,使人们对细胞的认识由显微结构水平(细胞水平)进入到亚显微结构水平(亚细胞水平),即认识到了线粒体、叶绿体、高尔基体、微体、核糖体,甚至单位膜和细胞骨架等。目前最好的电子显微镜的分辨力已达到 0.2nm,接近氢原子的直径(0.106nm),经特殊技术处理后的一些生物大分子,如 DNA 等也能看到。电子显微镜的发明和创新为细胞生物学学科的建立和发展起着重要的推动作用。

20 世纪 50 年代以来,电子显微技术、超薄切片技术、细胞染色技术等的不断改进和创新,积累了丰富的细胞整体结构和亚细胞结构知识。同时,1953 年沃生(Watson)和克里克(Crick)发现 DNA 双螺旋分子结构并在英国《自然》杂志上发表以后,标志着分子生物学的诞生。从此,人们在研究细胞结构的基础上,开始重视从分子结构上了解细胞生命活动的机理。因而建立了在细胞整体、亚显微结构和分子水平三个层次上,以研究细胞结构、功能和生命活动为主的科学——细胞生物学。

20 世纪 80 年代以来,诺贝尔医学与生理学奖、化学奖最能集中地反映当代生物科学的巨大成就。综观与分析 20 多年来诺贝尔医学与生理学奖、化学奖的课题内容,许多都与深刻提示细胞生命活动的规律有关,而透射电子显微镜、扫描电子显微镜与扫描隧道显微镜的发现(均获诺贝尔物理学奖)为细胞生物学学科的建立以及将来的发展起着重要作用。

第三章　细胞的结构与功能

生物界的细胞大小、形状和结构类型多样，可以根据细胞中有无成形的细胞核，将生物细胞分为真核细胞和原核细胞。真核细胞存在由核膜包裹着的细胞核，称为真核；而原核细胞没有核膜将遗传物质和细胞质分隔开，只有 DNA 集中的核区，称为拟核或原核。

在几百倍以内的光学显微镜下，可以将一个细胞区别为细胞膜、细胞质和细胞核三个部分。植物细胞的细胞膜外还可以看到有细胞壁。要看到细胞更细微的结构，必须借助于放大倍数为几十万乃至几百万倍的电子显微镜。在光学显微镜下所能看到的细胞结构称为细胞的显微结构；在电镜下所能看到的细胞结构称为细胞的亚显微结构。下面先学习真核细胞的亚显微结构。

第一节　细胞膜

一、细胞膜的亚显微结构

围绕在细胞最外层的膜称为细胞膜，又称细胞质膜。

（一）细胞膜的成分

主要是脂类和蛋白质。脂类包括磷脂、胆固醇和糖脂。蛋白质包括单纯蛋白、糖蛋白和脂蛋白等。细胞膜的成分及其含量的变化与膜的功能密切相关。

（二）细胞膜分子水平上的结构

20 世纪 50 年代以来，人们根据对质膜认识的不断深入，先后提出了三明治模型、单位膜模型、流动镶嵌模型等主要的膜结构模型。现在，人们对膜在分子水平上的结构已经有了较为一致的看法，图 3-1 是由流动镶嵌模型发展而来的生物膜结构的一般模型。

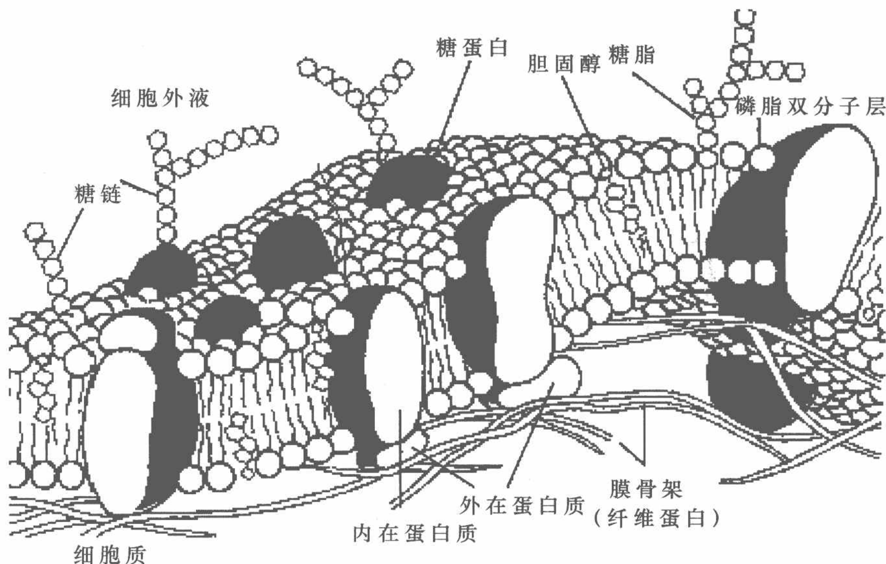


图 3-1　细胞膜分子水平上的结构的一般模型

1. 脂双层

(1) 脂双层的基本结构　脂双层的最主要成分是磷脂，也含有少量的糖脂，但组成脂双层的脂类成分随生物种类的不同而有不同。例如，大肠杆菌质膜的脂双层主要只含有一种磷脂；而真核细胞质膜的磷脂种类有多种，人的红细胞膜就含有 4 种磷脂；动物生物膜还含有胆固醇，并且分子数目可等同于磷脂分子(哺乳动物)。

各种脂质分子在大量水分子的作用下，亲水的头一致朝膜的两侧而疏水的尾相互以疏水键靠在一起，成为图 3-1 所示的脂双层结构。

胆固醇分子也是极性分子(图 3-2)，在脂双层中以与磷脂头尾取平行形式穿插在磷脂之间，可以防止磷脂的碳氢链相互接触或结晶，因而可使膜的流动性不至于因温度的降低而下降，同时也降低了水溶性物质的通透性。

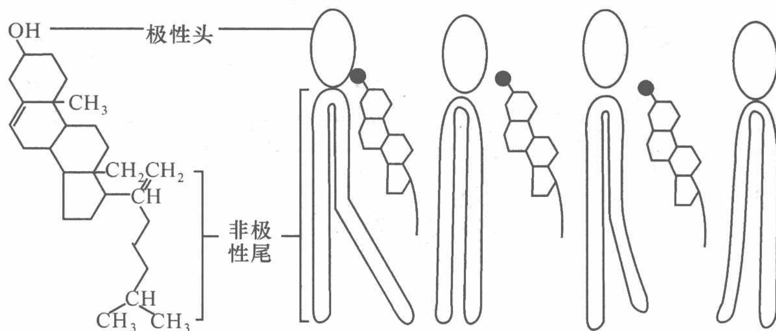


图 3-2　胆固醇在磷脂双分子层中

(2) 脂双层的流动性

①流动性特点　在细胞膜的总重量中，脂类约占 40%～50%。在水溶液中，磷脂和糖脂分子能自发地迅速形成脂双层。用分离的细胞膜(如血红细胞的膜)或用简单的完整细胞如支原体、细菌等进行研究，可知脂双层分子可以进行各种形式的快速运动(图 3-3)。此外，还有膜脂脂肪酸链的伸缩和左右摆动等方式的运动。

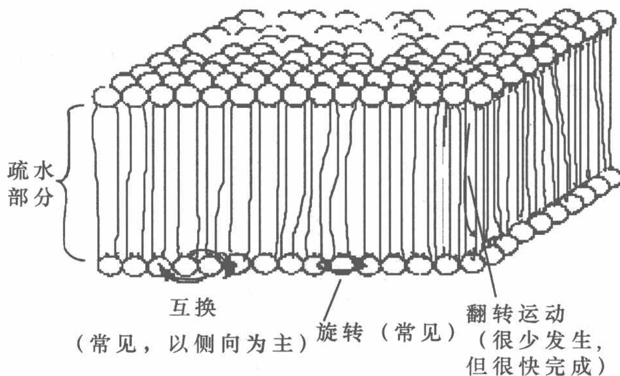


图 3-3　磷脂双层中，磷脂分子能快速运动

②影响流动性的因素　影响脂双层流动性的因素主要有：a. 磷脂分子中的脂肪酸的不饱和程度。磷脂分子至少有一个折弯的不饱和脂肪酸。脂肪酸分子的不饱和键越多，脂双层的流动性越大，因此，在细胞衰老过程中，细胞膜中的卵磷脂(不饱和键多)含量会降低，膜的流动性会减少。b. 脂肪酸链较短，流动性较大。c. 胆固醇的含量越小，流动性越大。d. 温度较高，流动性较大。所以在地球两极的生物，细胞膜磷脂分子的脂肪酸的不饱和程度很高。

③流动性的意义　脂双层的流动性是很重要的。如果流动性下降，黏度就会增加，附着其上的酶将失去活性，各种活动，如过膜运输等都将变为不可能。

(3)脂双层的主要功能　①膜脂构成膜的基本骨架。去除膜脂，则使膜解体。②膜脂是某些膜蛋白的溶剂。一些蛋白质通过疏水端同膜脂作用，使蛋白质镶嵌在膜上，并具有特定的构象以执行特殊的功能。

2. 膜蛋白

(1)膜蛋白的含量　细胞膜的大部分功能主要由组成膜的蛋白质完成。因此，膜中蛋白质的种类和数量反映了膜的功能。如功能较为复杂的、参与能量转换的线粒体内膜和叶绿体类囊体膜，蛋白质含量可高达 75%左右；而神经髓鞘主要为神经纤维的绝缘体，含有大量的脂类，蛋白质只有约 25%(按质量) 甚至更

少。一般真核细胞的质膜，含有多种酶、受体、运输蛋白等等，蛋白质含量约为 50%，蛋白质与脂类分子数之比为 1∶50。

(2)膜蛋白的类型　膜蛋白包括内在蛋白和外在蛋白两大类。

①内在蛋白　内在蛋白又称为固有蛋白，一般占膜蛋白的 70%～80%左右，都是以其疏水的部分直接与磷脂的疏水部分主要通过疏水力相结合的。它们大多是两端都带有极性的，因而大多是贯穿膜的内外。两个极性端则暴露于膜的表面并以离子键直接或间接地通过以 Ca^{2+}、Mg^{2+} 等与磷脂分子带负电的极性头结合；也有些固有蛋白只部分地插入脂双层，只有一端是亲水的，暴露在膜外。如图 3-4 中的类型 1 和 2。这类蛋白质分别担负着载体、受体和酶等的作用。

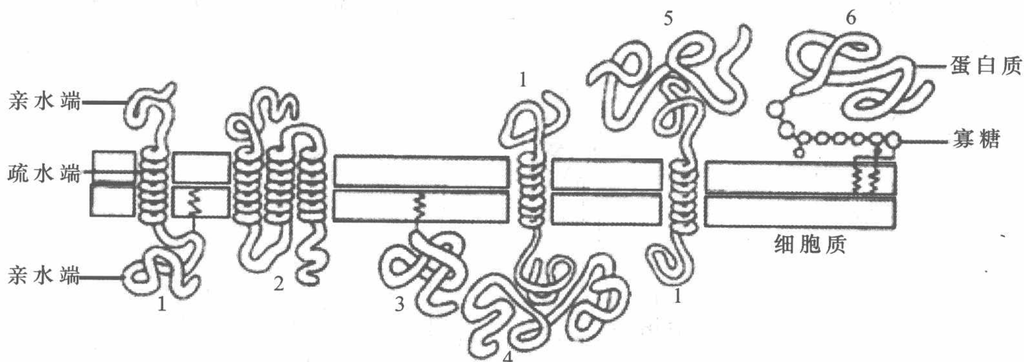


图 3-4　膜蛋白在膜上分布的 6 种类型

②外在蛋白　外在蛋白不与磷脂分子的疏水部分直接结合，它们只是以非共价键结合在固有蛋白的外端上(如图 3-4 中的类型 4 和 5)，或结合在磷脂分子的亲水头上(如图 3-4 中的类型 3 和 6)。这类蛋白质与细胞的吞噬、吞饮、变形运动、细胞分裂时胞膜分割有关，有的本身具有抗原(细胞识别)的作用(如图 3-5)。外在蛋白一般约占膜蛋白的 20%～30%，都溶于水，外在蛋白比较易分离，通过改变离子强度或加入金属螯合剂即可提取。

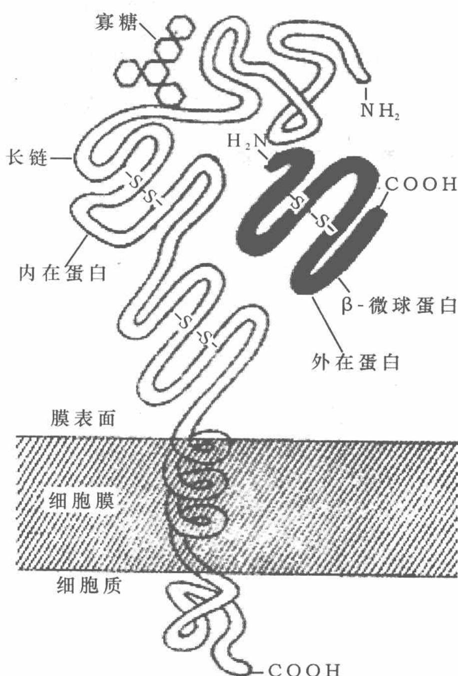


图 3-5　人细胞表面的 HLA 抗原

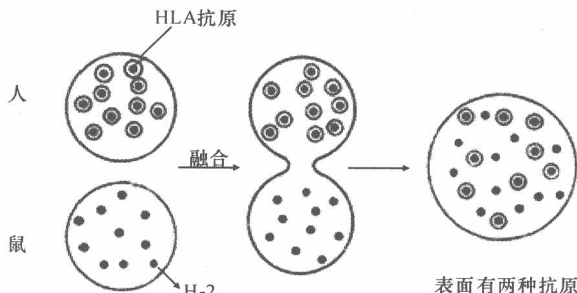


图 3-6　人、鼠细胞融合时，膜表面蛋白的流动

(3)膜蛋白的流动性　这可通过人和鼠两种细胞的融合实验而得到证明(图 3-6),如侧向移动,旋转运动等。但并不是一切膜蛋白都能在膜中移动,有些膜蛋白是不能移动或不能自由移动的,如上皮细胞膜上的运输蛋白和各种酶就只有一定限度的移动而不能完全自由移动。

(4)膜蛋白的功能　细胞膜有着许多重要的生物学功能,这些功能大多数是由膜蛋白来执行的。膜蛋白中有的是运输蛋白,如载体或通道蛋白;有的是酶;有的是连接蛋白;有的是受体;等等。

(5)膜骨架　膜骨架是指存在于细胞膜内侧,与具有各种活性的膜蛋白相连、由纤维蛋白组成的网架结构(图 3-7),它维持细胞膜的形状及协助细胞膜完成多种生理功能。

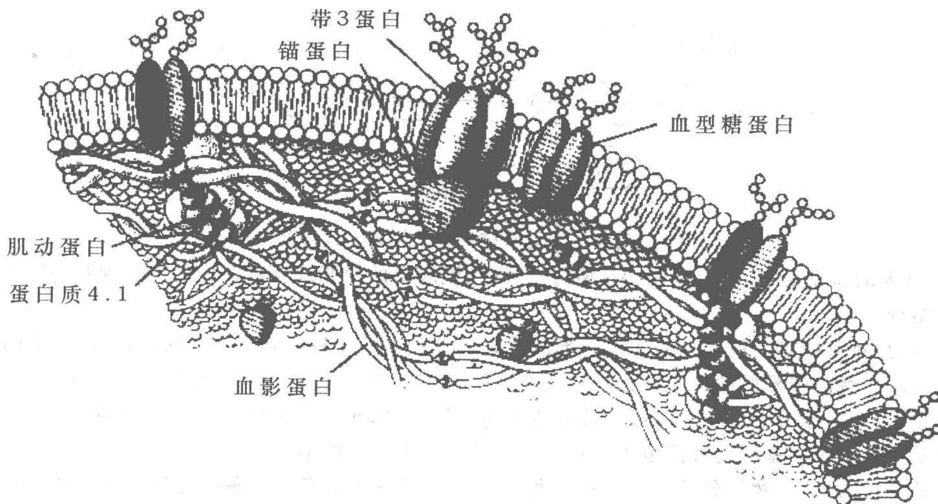


图 3-7　红细胞膜骨架各组分与质膜连接的示意图

3.膜糖和糖萼

(1)膜糖　膜糖是细胞膜表面的糖类总称。它们大部分以一些寡糖链的一端以共价键与膜蛋白相结合而成糖蛋白,少部分与脂类结合而成糖脂。糖蛋白和糖脂都是由内质网和高尔基体合成的。膜糖只存在于质膜的外层,即远离细胞质的一侧,与细胞质接触的一层没有糖类(图 3-1,8)。除核膜外表面有少量膜糖外,其他膜结构几乎没有糖,如果有也只存在于囊膜的内表面。它们与细胞识别有关,也可能有固定膜中的穿膜蛋白的作用。

(2)糖萼　普遍存在于动物细胞质膜外表面,这些寡糖链和蛋白质、脂类共价结合成糖蛋白和糖脂,共同构成细胞表面的一层细胞被,即称糖萼(图 3-8)。有些细胞如小肠上皮细胞的质膜糖萼上还附有许多的糖蛋白和蛋白多糖。由于糖萼中含有较多的带负电的氨基糖酸(唾液酸),所以真核细胞表面的净电荷是负值的。糖萼的基本功能是保护,如消化道、呼吸道等上皮细胞的外被,有助于润滑、防止机械损伤和消化酶的作用及细菌侵染,还与细胞增殖的接触抑制和细胞识别有关。

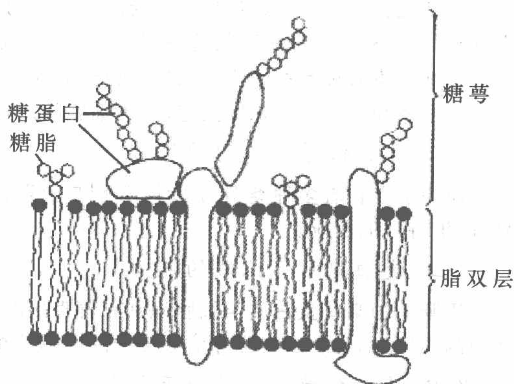


图 3-8　糖萼

(3)膜糖的功能

①提高膜的稳定性,增强膜蛋白对细胞外基质中蛋白酶的抗性,帮助膜蛋白进行正确的折叠和维持正确的三维构型。

②各种细胞的糖萼具有特异性,细胞识别的能力就是决定于糖萼中的蛋白质和糖分子。

③糖蛋白中的糖基还帮助新合成蛋白质进行正确的运输和定位。

④某些膜糖链是哺乳动物红细胞膜上的 ABO 血型和 MN 血型的凝集原(图 3-9)。

4.细胞膜的分子间作用力　细胞膜大分子主要以疏水力、静电力和范德华引力等非共价键组合装配而

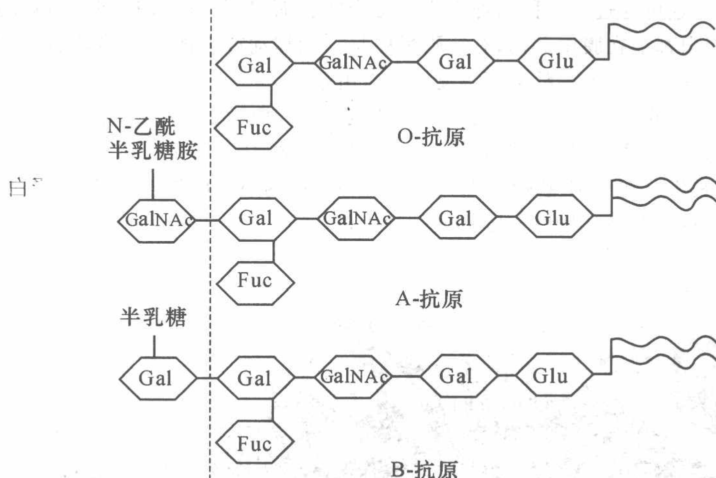


图 3-9　血型抗原(引自 Karp,1999)

(人的血型是 A、B、O 还是 AB 型,是由红细胞膜上的糖脂或糖蛋白中的上述糖基决定的)

成膜的结构。

疏水力:对维持膜结构起主要作用。蛋白质分子具有非极性基团的氨基酸侧链和脂双层的疏水脂酰链都有不与水接触的强烈倾向。这种相互趋近的力就是疏水力。可见,疏水力有赖于水的存在。

静电力:存在于分子的一切极性和带电荷基团之间,它们相互吸引或排斥。在膜两侧的脂质亲水头部与蛋白质的亲水极性基团通过静电力的相互吸引可形成很稳定的结构。

范德华引力:就是物质分子之间的相互吸引力,由于这种力的存在使膜中的各分子尽可能彼此靠近,因而和疏水力有着相互补充的作用。

某些膜蛋白以细胞质基质一侧的半胱氨酸残基,共价结合在脂肪酸分子上而形成脂蛋白,还有少数蛋白质与糖脂上的糖链共价结合,加强膜蛋白与脂双层的结合力。

综上所述,细胞膜分子水平上的结构的基本特点是:镶嵌性、流动性、不对称性和蛋白质的极性。

二、细胞膜的功能

(一)控制细胞与外界进行物质交换

1. 细胞膜具有选择透过性。这与细胞膜结构的流动性有关,还与某些固有蛋白(载体、门通道、离子通道等)的类型有关。细胞膜的这一特性有利于小分子及其离子的选择性透过。

2. 细胞膜通过胞吞或胞吐实现大分子和颗粒物质进出细胞。这也与细胞膜结构的流动性有关。

3. 植物细胞之间存在胞间连丝,为细胞间的物质交换提供了直接的通道。

(二)具有传递信号的功能

质膜上存在着多种类型的受体,分别与激素、生长因子或神经递质相结合,并刺激质膜向细胞内发送信号,产生特定的反应。

(三)使细胞具有识别的能力

质膜上的某些蛋白质与细胞识别有着直接的关系。细胞识别主要有抗原与抗体之间的识别、酶与底物之间的识别、细胞表面与胞外信号分子的选择性相互作用。

(四)动物细胞之间的相互附着

这一功能是由相关的蛋白质通过相应的细胞连接方式实现的。

(五)有保护、运动、兴奋及其传导的功能

细胞膜具有保护细胞作用,参与细胞的运动(如变形虫运动)以及某些细胞中兴奋的传导。

(六)为多种酶提供结合位点

让各种酶的排列有序化,使酶促反应高效而有序地进行。

三、细胞外基质

由细胞合成并分泌到细胞间隙中的大分子物质所组成的细胞外网状结构称为细胞外基质。

(一)动物细胞外基质

动物细胞外基质的化学组成主要是胶原蛋白、粘连蛋白、氨基多糖及蛋白聚糖等(图 3-10),具有将细胞粘连在一起构成组织,同时为细胞提供一个细胞外网架,在组织中或组织之间起支持作用。

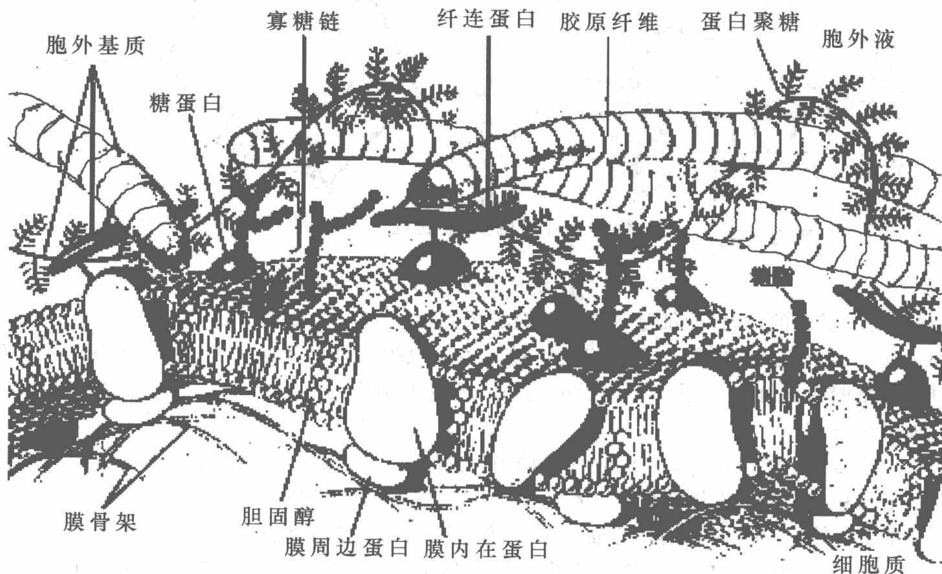


图 3-10 细胞外基质主要成分与结构示意图

(二)植物细胞外基质

植物细胞外基质就是细胞壁。细胞壁参与了细胞间的相互粘连,并能保护细胞表面免受损伤,同时能调节细胞周围的微环境,对于细胞执行特定功能具有重要意义。

1. 细胞壁的生长和特化 细胞壁的生长包括初生壁的生长和次生壁的生长,前者是增大面积的生长,后者是增加厚度的生长。

一般认为,初生壁的生长是随细胞生长而增加面积,以填充生长的方式进行。在植物生长素和酶等物质的作用下,原有的微纤丝网扩张,出现的空隙为新的壁物质所填充,因而面积得以扩大。

次生壁的生长通常发生于细胞停止生长之后,细胞形成次生壁的增厚生长,常以内填和附着两种方式进行。内填生长是新的壁物质插入到原有的结构内;而附着生长是新的壁物质成层地附着在原有结构的内表面,所以在次生壁中,可以明显地看到内、中、外三层(图 3-11)。现已查明,高尔基体外运的是细胞壁的前体物,纤维素合成酶位于质膜的外表面,因此纤维素合成是在质膜表面上进行的。

在细胞壁中,纤维素分子平行排列,约 100 个纤维素分子聚合成束状的微团;微团之间有间隙,彼此相互交织,每 20 个微团的长轴平行排列聚合成束状的微纤丝。微纤丝是细胞壁的基本框架成分,在电子显微镜下可见。在微纤丝之间为水、果胶质、半纤维素和木质素等物质所填充,甚至会由原生质体分泌一些诸如木质素、角质、栓质、矿质等渗入其中,使细胞壁木质化、角质化、栓质化和矿质化,改变壁的性质以适应一定功能。木质素是由四种醇单体形成的一种复杂酚类聚合物。亲水,可增加壁的硬度。角质是一种脂类化合物,角质化的细胞壁不易透水,而较易透过脂溶性物质。栓质也是一种脂类化合物,栓质化后的细胞壁失去透水和透气的能力。最普通的矿质是碳酸钙或二氧化硅。

2. 细胞壁的层次 根据细胞壁形成的时间先后和化学成分的不同,将其分为三层:胞间层、初生壁和次生壁。如图 3-11 所示。

(1)胞间层 又称中胶层或果胶层,位于细胞最外层或相邻细胞之间。其化学成分主要是果胶质。果胶质具较强的亲水性和可塑性,起着连接相邻两细胞的作用。果胶质被分解则相邻细胞分离。果胶层是细

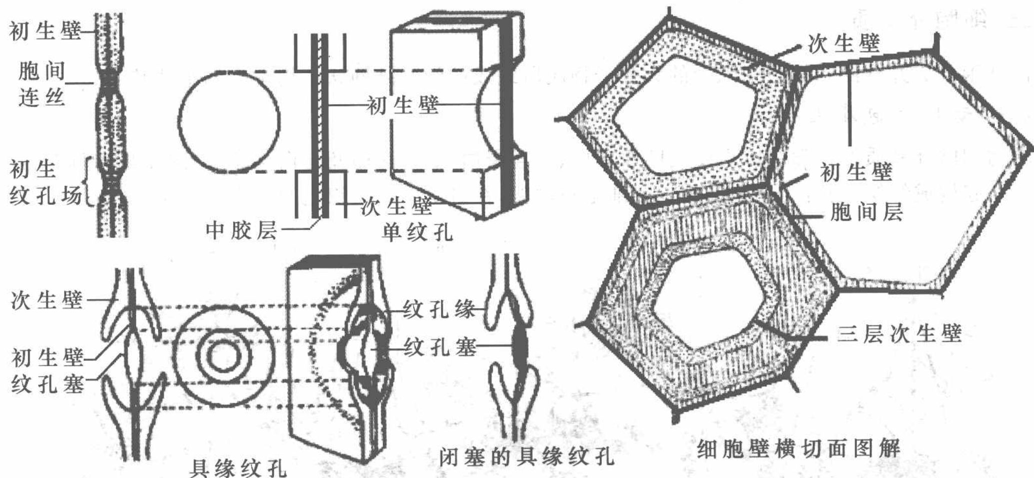


图 3-11 细胞壁及初生纹孔场和纹孔

胞分裂过程中最早形成的,幼稚期细胞的细胞壁只有果胶层。

(2)初生壁 位于胞间层内侧。在细胞生长过程中由原生质体分泌物所形成。化学成分主要是纤维素、半纤维素和果胶质,蛋白质很少,具较大的可塑性,能随着细胞的生长而扩大。有许多薄壁细胞永远只有初生壁,如叶肉细胞。

(3)次生壁 是细胞停止生长后,在初生壁内侧继续积累的细胞壁层。它的主要成分是纤维素和少量的半纤维素,甚至还有由原生质体分泌的一些诸如木质素、角质、栓质、矿质等渗入其中。次生壁存在于部分细胞中,当这些细胞成熟时,其原生质体一般都会死亡,例如:纤维细胞、石细胞、导管分子、管胞、木栓细胞等。

3.细胞壁的功能 细胞壁的主要功能是保护并支持细胞及整个植物体。细胞壁多孔,具有全透性,绝大多数分子可以自由透入,因此不能控制物质出入细胞,但对水分的吸收具一定的调节作用。

4.初生纹孔场、纹孔和胞间连丝 如图 3-11 所示,当次生壁不均匀加厚的过程中,没有次生壁加厚的区域(有的初生壁也较薄)称为纹孔。相邻两细胞的纹孔常成对存在,称纹孔对。有的纹孔由次生壁在纹孔腔上面构成一个拱形的纹孔缘,纹孔对之间的初生壁有时还会加厚成纹孔塞,而未加厚的边缘部分称为塞周缘,水通过塞周缘在细胞间流动,这就是具缘纹孔。具缘纹孔不仅是水分的通道,而且对外界的变化也能产生一些适应性的反应:当水分流经具缘纹孔时,如果水流过速,就会将纹孔塞推向一侧,如同阀门活塞一般将通道堵塞,使水流因而减慢。单纹孔主要分布于纤维细胞壁上,具缘纹孔常见于管胞和导管分子的细胞壁上。纹孔的主要功能是作为水分的通道。

在初生壁的加厚过程中,有的加厚较薄,出现一些明显的凹陷区域,该区域称为初生纹孔场。在初生纹孔场处相邻细胞的原生质由原生质丝相连,该原生质丝称为胞间连丝(图 3-12),它是植物细胞之间进行物质交换和信息联系的桥梁,还能让病毒通过。细胞壁的其他部位也有少量胞间连丝。胞间连丝是在植物细胞分裂末期,高尔基体小泡融合形成中胶层的过程中,管状的光面型内质网穿过小泡之间形成的,并且胞间连丝管道的周围是两个相邻细胞质膜的延续和连接。在胞间连丝管道与质膜之间,以及质膜与细胞壁之间会有一些调节颗粒蛋白,以控制细胞之间的物质交换。

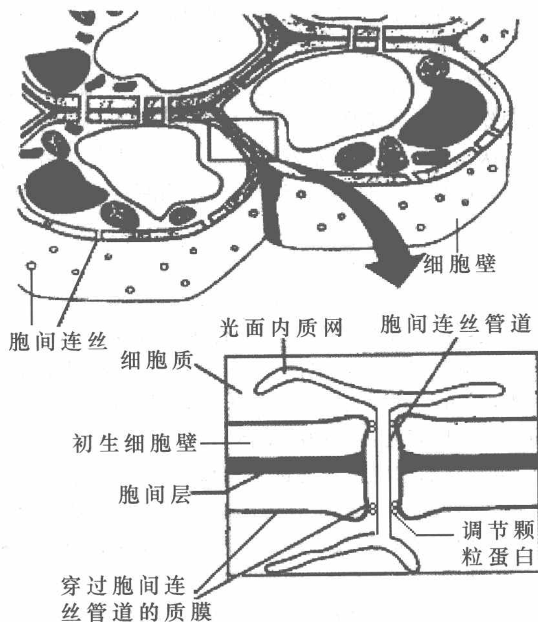


图 3-12 植物细胞间的胞间连丝

第二节　细胞质

细胞质是指质膜以内、核膜以外的部分。细胞质包括细胞器、细胞质骨架和细胞质基质三个部分。细胞器是原生质高度分化的各种具有一定形态结构和功能的部分，主要有内质网、核糖体、高尔基体、线粒体、质体、溶酶体、液泡等，但哺乳动物成熟的红细胞都没有这些细胞器；其中内质网、高尔基体、液泡、溶酶体等细胞器和细胞核（大学教材把细胞核也称为细胞器）的膜在结构上是相互流动的且处于动态平衡，在功能上也是相互协同的，共同构成了细胞的内膜系统，这些膜的发生都与细胞膜有关。也有学者认为，广义上的内膜系统包括细胞内所有的生物膜组成的细胞结构。

一、细胞质基质

（一）细胞质基质的化学成分和结构

细胞质基质的化学组成是：小分子物质有水和无机离子，中等分子物质有脂类、氨基酸、核苷酸、ATP、单糖和寡糖等，大分子物质有蛋白质、RNA（没有 DNA）、脂蛋白、多糖、酶等。

细胞质基质的多数蛋白，包括水溶性蛋白，不是以溶解状态存在，而是直接或间接地与细胞质骨架结合，或与生物膜结合，或者以分子间的弱键相互作用而形成具有一定空间结构的网状复合物，因而构成均匀半透明的胶体状。这种结构体系的维持只能在高浓度的蛋白质及其特定的离子环境的条件之下实现，细胞一旦破裂或在稀释的溶液中这种靠脆弱的相互作用形成的结构体系就会瓦解。这种空间上的定位，尤其是酶的空间定位有利于相关化学反应有序（连锁）而高效地进行。如糖酵解所需要的酶就结合在微丝上，在横纹肌细胞中则结合于肌原纤维的特异位点上，这种分布和定位有利于糖酵解各步化学反应的连锁进行。现亦证实，细胞质基质中的各种 mRNA 也是呈区域化分布的。

（二）细胞质基质的生物学功能

1. 是细胞代谢的最主要场所

（1）糖代谢　糖酵解、磷酸戊糖途径、糖醛酸途径、糖原的合成与部分分解等代谢过程都在细胞质基质中进行。

（2）蛋白质代谢　细胞质基质中发生某些蛋白质的修饰、加工和降解。如辅酶或辅基与酶的共价结合，蛋白质的磷酸化与去磷酸化、糖基化（但很少见）、N 端的甲基化、酰基化等的修饰；能控制蛋白质的寿命，降解变性和错误折叠的蛋白质，帮助变性或错误折叠的蛋白质重新折叠等。

（3）脂肪代谢　脂肪代谢的一定阶段发生细胞质基质中。

2. 为细胞器创造了一个稳定的微环境　细胞质基质为维护细胞正常结构和生理活动提供了所需要的生理环境，同时也为细胞器的功能活动提供物质来源、能量来源和信息来源。

二、内质网

一般真核细胞中都有内质网，只有少数高度分化的真核细胞，如哺乳动物成熟的红细胞中没有内质网。

（一）内质网的结构

在电镜下可以看到内质网是一种复杂的内膜结构，它是由单层膜围成的扁平囊状的腔或管（图 3-13），这些管腔彼此之间以及与核膜之间是相连通的，但目前认为内质网一般不与细胞膜相连，因此在一个细胞中是呈连续的网状结构，但这种连续和形状是可变的。不同细胞以及同一细胞的不同发育阶段，其内质网的形态、分布和小囊、小管、扁囊的数量可能是不相同的；然而，位于不同动物体内的功能相同的细胞，其内质网是非常相似的。内质网在细胞分裂过程中会有解体和重建的过程。

按功能的不同，内质网可分为粗面内质网（rER）和光面内质网（sER）两大主要类型。其中粗面内质网所占比例往往要远大于光面内质网，尤其是分泌蛋白质的细胞中更多，如胰腺的外分泌细胞中全部是粗面型的，但平滑肌和骨骼肌细胞中却全部是光面型的。

1. 粗面内质网的结构特点　粗面内质网的膜系多为扁囊单位成分，有时可见扁囊内的物质积累而使其

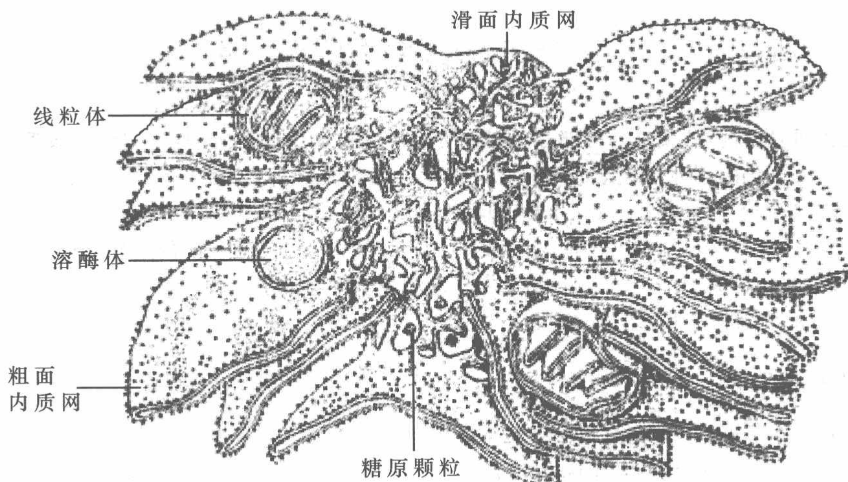


图 3-13　内质网立体模式图

膨大。粗面内质网上所附着的颗粒是核糖体，它是蛋白质合成的场所。因此，粗面内质网最主要的功能是合成分泌蛋白、膜蛋白以及内质网、高尔基体、溶酶体和植物液泡中的可溶性驻留蛋白质。所合成蛋白质的糖基化修饰（形成糖蛋白）及其折叠与装配也都发生在粗面内质网和高尔基体中。粗面内质网的另一功能是参与制造更多的生物膜。

2. 光面内质网的结构特点　光面内质网上没有核糖体，其单位成分不是扁囊，而常为小管和小囊成分，但是在膜上却镶嵌着许多具有活性的酶，广泛存在于能合成类固醇的细胞中，如精巢的间质细胞和肾上腺皮质细胞。大多数细胞中的光面内质网是不多的，仅有一小区域的内质网，这个区域是由转移成分构成的，因为从这携带新合成的蛋白和脂类的运输囊泡出芽、脱落，输送到高尔基体。

（二）内质网的功能

内质网是细胞内蛋白质与脂质的合成基地，几乎全部的脂质和多种重要的蛋白质都是在内质网上合成的。

1. 蛋白质的合成和修饰加工

(1)蛋白质的合成　关于在粗面内质网上的蛋白质合成有一个信号学说。信号学说的基本要点是：

①分泌蛋白多肽的合成一开始也在游离核糖体上，但其 mRNA 在 AUG 之后有一段 45～90 个碱基的信号顺序（密码），由此能翻译出 15～30 个非极性的疏水氨基酸残基的多肽（称信号肽）。这种能合成信号肽的核糖体将成为附着核糖体而与内质网结合，不能合成信号肽的为游离核糖体，仍散布于胞质中。可见，附着核糖体和游离核糖体在性质上是一样的，只是与之结合的 mRNA 在 AUG 之后有无一段 45～90 个碱基的信号顺序（密码）。

②近几年的研究发现，胞质中存在着信号识别颗粒（SRP），它既能识别露出核糖体之外的信号肽，又能识别 RER 膜上的 SRP 受体；只有当核糖体出现信号肽时，SRP 与核糖体的亲和力才增加。

③SRP 与核糖体一结合，便以 tRNA 的构型占据了核糖体的“A”位，使核糖体的蛋白质合成暂时停止。

④“SRP－核糖体”复合体与 RER 上的 SRP 受体结合，核糖体则以大亚基结合于 RER 的嵌入蛋白上。SRP 与 SRP 受体结合是暂时的，当核糖体附着于内质网膜后，SRP 便会离去。

⑤信号肽由疏水性氨基酸构成，当能合成信号肽的核糖体与内质网膜结合后，信号肽便经由内质网膜插入膜腔内，而先前处于暂停状态的蛋白质合成活动又重新开始。当合成终止，肽链从核糖体上脱下，核糖体大、小亚基离开。所以说，附着核糖体与 RER 的结合不是结构性的，而是特异性、暂时性和功能性的。

以“信号学说”合成的蛋白质有三种类型：①跨膜蛋白，包括内质网、高尔基体、溶酶体和细胞膜等生物膜的膜蛋白；②分泌蛋白，如胰岛素、生长激素、抗体、血浆蛋白，以及各种消化酶等；③可溶性的驻留蛋白，进入溶酶体、植物液泡中的酸性水解酶类，以及内质网、高尔基体等细胞器的膜腔内的蛋白质都属于可溶性的驻留蛋白。其他结构如线粒体和叶绿体的部分蛋白质，微体、细胞骨架成分、核糖体以及细胞质基质和细

胞核的蛋白质都是由游离核糖体合成的。

①分泌蛋白和驻留蛋白的合成　在附着核糖体上继续合成的新生肽在信号肽牵引下进入内质网腔；当新生肽合成结束后，就由位于内质网内侧的信号肽酶将信号肽切去，信号肽留在内质网膜上，新生肽进入内质网腔中合成分泌性多肽(图 3-14)，或最终进入到溶酶体等细胞器的膜腔中。

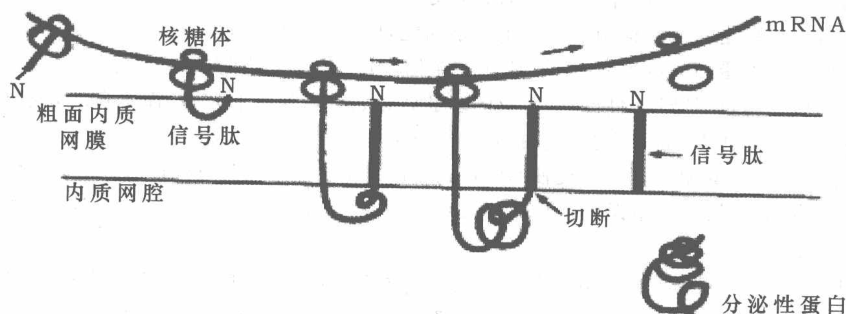


图 3-14　分泌蛋白合成示意图

②跨膜蛋白的合成　在合成跨膜蛋白时也同样需要信号肽，但是膜蛋白在膜上有两种存在形式：一是信号肽牵引新生肽穿过膜后，一旦在新生肽中出现了与膜有特殊亲和力的"停止转移序列"，并滞留在膜上，那么新生肽就停止透过膜。当信号肽被切断后，新生肽就成了 C 端在膜外侧、N 端在腔内的膜蛋白(图 3-15 上)。二是信号肽穿过膜后，其他部分也都随着透过，但此时信号肽并不切断，N 端是位于膜的外侧，C 端则在腔内，成为内质网膜蛋白(图 3-15 下)。如果停止转移序列和信号肽交互存在，结果就会造成新生肽反复透过膜，最终成为数次贯穿膜的蛋白。

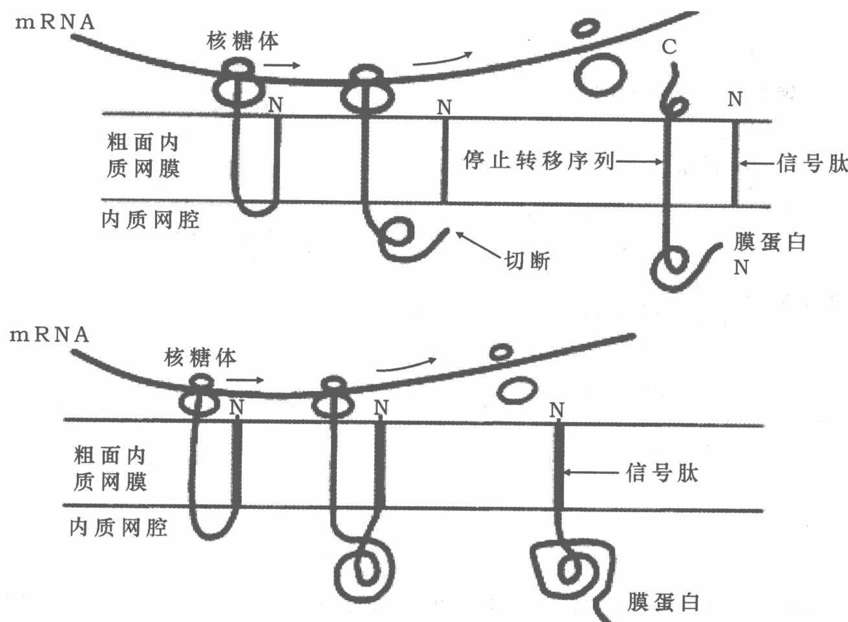


图 3-15　膜蛋白合成的两种形式

(2)蛋白质的修饰加工　进入内质网腔中的蛋白质发生的化学修饰作用主要有糖基化、羟基化、酰基化与二硫键的形成等共价修饰。糖基化修饰是新生肽链一出现在内质网膜内表面，整个预先形成的寡糖链就被转移到肽链上并共价结合。寡糖总是与肽链上的天冬酰胺残基侧链上的—NH_2 连接，称 N-连接寡糖。在细胞质基质中，游离核糖体合成的可溶性蛋白质不进行糖基化，或很少有糖基化，并且很简单。酰基化发生在内质网的胞质侧，也发生在高尔基体甚至膜蛋白向细胞膜转移的过程中。

(3)新生肽的折叠　新生肽在信号肽牵引下以伸展状态穿过磷脂双分子层，进入内质网腔后很快就盘

绕折叠起来。一般新生肽都是边合成边折叠的，但也有的是合成后再折叠，如酵母分泌蛋白。折叠好的蛋白质，疏水基团在里面，亲水基团在外表，因而可形成水化膜，在水溶液中呈胶体状态以发挥特定的生物学功能。未折叠好的蛋白质由于疏水基团的外露，即使在很低的浓度下，也很容易发生聚集，甚至与其他未折叠的蛋白质形成复合物而不表现出生物学活性；这样的多肽一般不能进入高尔基体，一旦被识别，便会被转移到细胞质基质，进而被蛋白酶所降解，寿命只有几分钟。

新生肽要折叠成特定的空间构型才具有生物学功能，但是这样的过程往往不是自发进行的。现在已经知道帮助新生肽折叠的蛋白有两大类：一类是分子伴侣，另一类是催化与折叠直接有关的化学反应的酶。所谓的分子伴侣就是指可以帮助内质网上合成的多肽转运、折叠、组装和定位，而本身却并不参与最终产物形成的一类蛋白质。目前已知能帮助蛋白质折叠的酶有两种：一个是蛋白质二硫键异构酶，另一个是肽基脯氨酸顺反异构酶。这两种酶和分子伴侣促使肽链通过正确的折叠而形成具有生理活性的蛋白质空间结构。

人们已经注意到，肽链折叠错误可能与多种疾病发生有关，如β-地中海贫血症、海绵脑病和家族性帕金森病等都属于分子折叠病。

2.脂类的合成　主要包括甘油三酯、磷脂、糖脂、磷脂酰胆碱和类固醇的合成，以及脂肪酸的延长。

(1)膜脂的合成和脂双层的形成　内质网合成构成细胞所需要的包括磷脂和胆固醇在内的几乎全部的膜脂。合成磷脂所需要的三种酶都定位在内质网膜上，其活性部位在膜的细胞质基质一侧。合成磷脂的底物是来自细胞质基质，卵磷脂的合成过程见图3-16。其他种类的磷脂合成都以类似的方式进行。光面内质网合成的磷脂分子，起初插在磷脂双分子层的外单层，然后在转位酶的帮助下迅速翻转进入内质网腔面的脂单层。糖脂的合成也类似于卵磷脂的合成过程；糖脂上的寡糖是一个一个单糖连到糖脂的糖基上形成的；糖脂可翻转进入内质网腔面上后将寡糖链转移到肽链上形成糖蛋白。

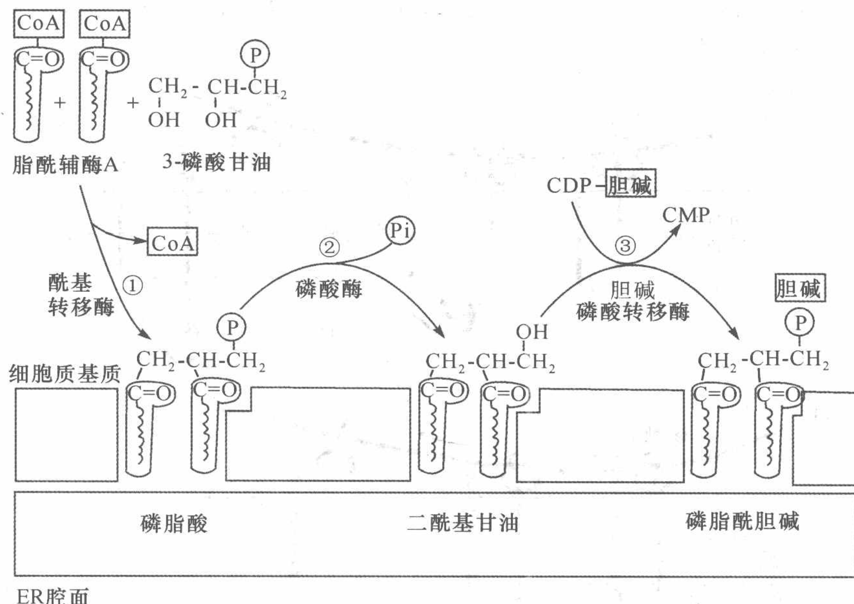


图3-16　卵磷脂在光面内质网上合成过程的示意图

合成的磷脂由内质网向其他膜的转运主要有两种方式：一种是以内质网膜出芽的方式转运到高尔基体、溶酶体和细胞膜上；另一种方式是通过磷脂调换蛋白的运送(图3-17)，安插到线粒体、叶绿体和过氧化物酶体的膜上。磷脂调换蛋白在细胞质基质中的运动是一种扩散，因而通过这方式的转运，只能是从磷脂多的膜到磷脂少的膜的脂类运输。

(2)合成胆固醇和类固醇激素　哺乳动物卵巢和睾丸细胞中的大量光面内质网内还能合成性激素。肾上腺皮质细胞中的大量光面内质网还能合成肾上腺皮质激素。肝脏是合成胆固醇的最主要器官。

(3)合成甘油三酯　甘油三酯由光面内质网合成并储存在内质网的腔中，其过程见第四章图4-61。

目前有实验证明，除类固醇激素的合成外，其他脂类可在粗面内质网上合成。

3.合成脂蛋白　由于光面内质网与粗面内质网是相通的，因此前者合成的脂类和后者合成的蛋白质能

够相遇而合成脂蛋白。在肝脏细胞中，脂蛋白呈小滴，经高尔基体分泌到组织液，对于胆固醇和其他脂类的运输有很重要的作用，如在血液中携带脂肪运到脂肪组织中储存起来。

4. 糖类代谢　已有实验证明，光面内质网参与糖原的水解。在肝细胞的光面内质网膜外表面（注：也有的说"内腔面"）附着有葡萄糖-6-磷酸酶，它能把来自细胞质基质中的葡萄糖-6-磷酸（糖原在细胞质基质中降解的产物）水解成磷酸和葡萄糖，最后被释放到血液中。由于细胞膜上不存在葡萄糖-6-磷酸的载体，因此必须以葡萄糖分子的形式才能过膜。肌细胞中没有葡萄糖-6-磷酸酶，因此肌糖原只能在肌细胞中作能源用。

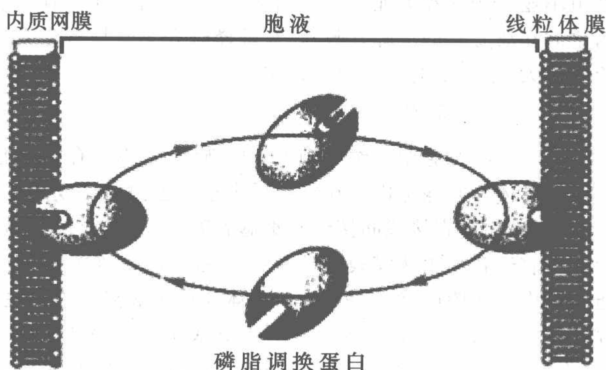


图 3-17　磷脂调换蛋白转移磷脂示意图

关于糖原的合成是否与光面内质网有关系，目前尚无定论。

5. 解毒作用　与解毒作用有关的酶系存在于肝细胞中的内质网上，尤其集中在光面内质网上。重要的酶系实际上是电子传递体系，主要包括多种以 NADPH、NADH 为辅酶的细胞色素氧化－还原酶类，通过电子传递体系的电子传递、氧化还原过程，能催化多种化合物分子加入 1 个氧原子，因而使一些很重要的活性物质及药物、毒物包括致变致癌物质得到转化。

6. 储存和释放 Ca^{2+}　肌细胞中含有发达的特化光面内质网，称肌质网。肌细胞中的肌质网对 Ca^{2+} 的储存和释放，与肌肉收缩有关。肌质网膜上的 Ca^{2+}－ATP 酶将细胞质基质中的 Ca^{2+} 泵入肌质网腔中，储存起来。当受到神经冲动刺激后，Ca^{2+} 释放出来，肌肉收缩。

除上述以外，内质网还为细胞质基质中很多蛋白，包括多种酶类提供附着位点。有人认为，内质网的扁囊和管道有储存与运输物质的功能，在能量与信息的传递、细胞的支持和运动等方面可能也具有一定的作用。

光面内质网和粗面内质网是相通的，管腔中的各种分泌物质都逐步被运送到光面内质网，然后光面内质网膜围裹这些物质，从内质网上断开而成小泡，移向高尔基体，由高尔基体加工、排放。

综上所述，内质网在细胞生活中有着多种重要的功能，它对细胞的多种重要蛋白（包括酶）的合成、修饰加工、转运或输出细胞以及对几乎全部脂类的合成都起着重要作用。内质网膜是大部分细胞器（包括内质网、高尔基体、溶酶体等）以及质膜的所有跨膜蛋白和脂类合成的场所。几乎所有外分泌蛋白及注定到内质网、高尔基体、溶酶体腔的可溶性蛋白开始时也送到内质网腔。此外，内质网与糖类代谢、解毒作用等都密切相关。

（三）内质网与基因表达的调控

内质网蛋白主要在粗面内质网上合成，也有一部分是在细胞质基质中合成后转入内质网中。大量多种蛋白需要在内质网膜中折叠、装配、加工、包装及向高尔基体转运。这一过程显然是一个需要精确调控的过程，如果内质网膜腔内未折叠蛋白超量积累，或者折叠好的膜蛋白超量积累，或者内质网膜上膜脂成分发生变化（主要是固醇的缺乏），将会通过不同的信号转导途径诱导不同的基因活化，最终细胞表现出相应的对策，如启动未活化固醇合成相关的基因等，以保证内质网膜正常行使其功能。

从进化过程看，有人认为内质网是由细胞膜内陷并演变而来，核膜由内质网演化而来，然后逐步形成高尔基体、溶酶体等其他内膜系统的结构。甚至有人认为，线粒体和叶绿体也是由质膜内陷并演变而来的（详见图 3-29）。

三、核糖体

核糖体于 1953 年在电子显微镜下被发生，1958 年被命名为核糖核蛋白体，简称核糖体或核蛋白体。

（一）组成和结构

核糖体是由 RNA（即 rRNA）和蛋白质构成的，质量比约为 3∶2。蛋白质在表面，rRNA 在内部，并靠非共价键结合。

核糖体有 70S 与 80S 不同大小的两类。前者由小亚基 30S 和大亚基 50S 组成，存在于原核细胞中；后

者由小亚基40S和大亚基60S组成(图3-18),存在于真核细胞中(注:S为物质在离心时的沉降系数)。在翻译时大小亚基结合成一个核糖体,否则以大、小亚基的形式单独存在。

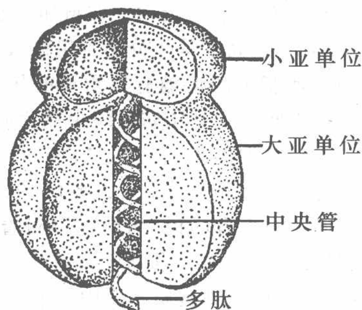


图3-18 核糖体剖面图

(二)存在部位

每个真核细胞中大约有10^6个核糖体,它不仅存在细胞质中,也存在于线粒体和叶绿体内。在细胞质中进行蛋白质合成的核糖体不是自由漂浮的,而是直接或间接地与细胞骨架有关联,或位于糙面型内质网上。附着于各种生物膜表面的核糖体称为附着核糖体,合成的是分泌蛋白及内质网膜腔、溶酶体、高尔基体和植物液泡等中的驻留蛋白和跨膜蛋白(也存在于细胞膜中)。存在于基质中的核糖体称为游离核糖体,合成的蛋白质驻留在细胞质基质、细胞核及其他细胞器中起作用,这类蛋白质绝大多数不进行糖基化。

(三)功能

核糖体的唯一功能就是合成蛋白质的多肽链。核糖体是多种酶的集合体,有多个活性中心共同承担蛋白质合成功能。目前认为,rRNA的主要作用是:①具有肽酰转移酶的活性;②为tRNA提供结合位点;③为多种蛋白质合成因子提供结合位点;④在蛋白质合成起始时参与同mRNA选择性地结合以及在肽链的延伸中与mRNA结合。核糖体上的蛋白质的主要作用可能有:①有助于rRNA折叠成有功能的构象;②有的对翻译过程中的核糖体的构象起“微调”作用;③有的可能也有催化作用。

核糖体大、小亚基在核仁中形成,到达细胞质基质中与mRNA共同装配成核糖体。

四、高尔基体

几乎所有动、植物细胞中都有这一种细胞器。动物细胞的高尔基体通常定位于细胞的一侧,植物细胞高尔基体常分散于整个细胞中。不同细胞中的高尔基体的数量不等,每个细胞有1至几百个,肝细胞约有50个,植物细胞中可多达几百个。一个细胞中的多个高尔基体有的分散,有的相对集中。

(一)高尔基体的结构

在电镜下得到确认的高尔基体是由单层膜围成的扁盘囊和小囊、小管,并呈扁盘堆叠的结构;每个高尔基体扁盘囊有几个到十几个不等。扁盘囊的形状一般很像一个托盘,从其边缘突出一些小管和小囊。高尔基体成堆的囊并不像内质网那样相互连接;不同的膜囊有不同的功能,执行功能时又是“流水线”操作的,上一道工序完成了,才能进行下一道工序,这就是高尔基体的极性,并有形成面和成熟面之分,见图3-19。高尔基体膜上有多种酶类,其标志酶为糖基转移酶。

(二)高尔基体的功能

1.高尔基体的主要功能是将内质网合成的多种蛋白质进一步糖基化及修饰、加工、分类与包装,然后分门别类地运送到细胞特定的部位(膜中或溶酶体中)或分泌到细胞外。

在高尔基体膜腔中的多肽链上的丝、苏、酪氨酸残基上的—OH与寡糖之间脱水共价结合,即称O-连接寡糖(在内质网腔中则是N-连接)。

例如,在人胰岛B细胞中的粗面内质网中合成并加工成的、由84个氨基酸残基组成的前胰岛素原,通过以出芽的形式形成小泡转运到高尔基体的形成面,并与高尔基体的膜融合之后,进入高尔基体膜的区室中,再经剪切加工,生成为具有51个氨基酸残基的胰岛素,然后分泌出细胞。

偶尔也有从高尔基体各个部位形成的小泡沿微管回流到内质网并与之融合。这可能是由于粗面内质网在进行蛋白质运输时发生包装等错误,由高尔基体返还内质网的缘故,等等。如图3-20。

2.高尔基体还将内质网上合成的脂质的一部分运到细胞膜和溶酶体膜等部位。

3.高尔基体是细胞内糖类合成的工厂。在植物细胞中合成和分泌多种多糖(它们至少含12种以上的单糖,如半纤维素、果胶)。在动物细胞中合成的多糖主要是透明质酸(属于氨基聚糖),为细胞外基质的主要成分。

估计形成植物细胞典型初生壁的过程就涉及数百种酶,除少数酶(如多数植物细胞的纤维素合成酶)结

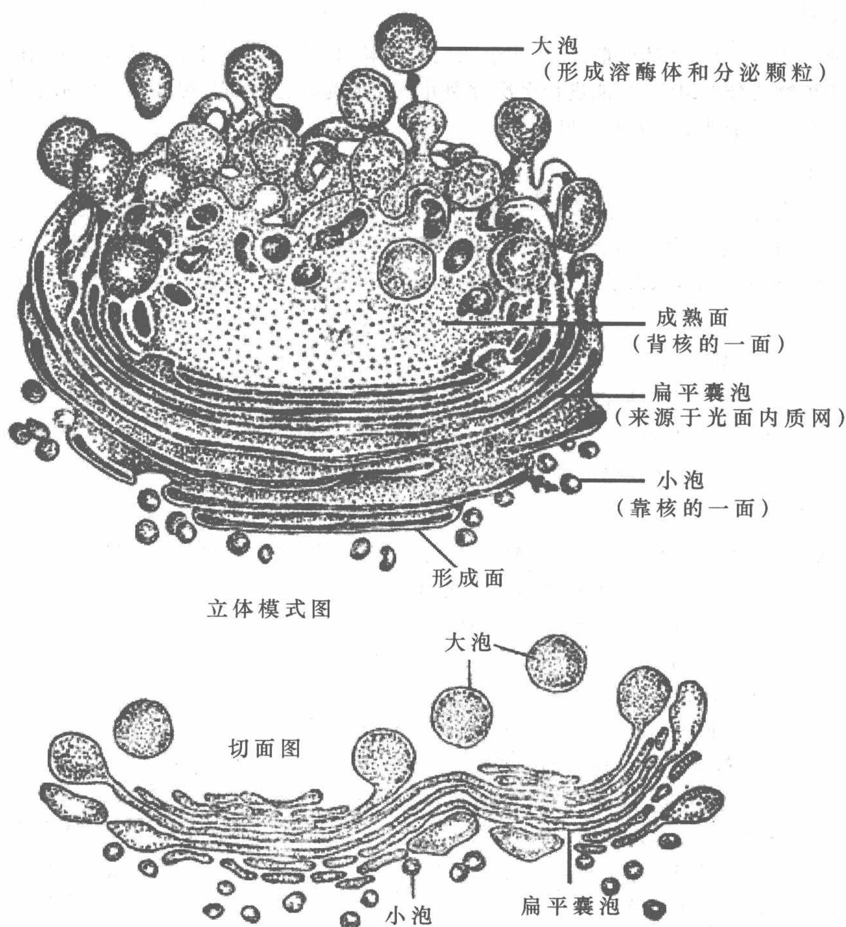


图 3-19　高尔基体

合在质膜外表面或细胞壁上，多数酶都存在于内质网和高尔基体中。

4. 高尔基体还能产生溶酶体。

此外，高尔基体在细胞分裂时为新的细胞膜的形成提供原料，参与细胞分泌和植物细胞壁的形成等。

关于高尔基体进化中的起源和细胞分裂产生的子细胞中形成的途径有多种假说，其中之一认为高尔基体是由内质网产生的；也有人认为，高尔基体在细胞分裂过程中解体形成许多的片层，到分裂末期再重组装成新的高尔基体。

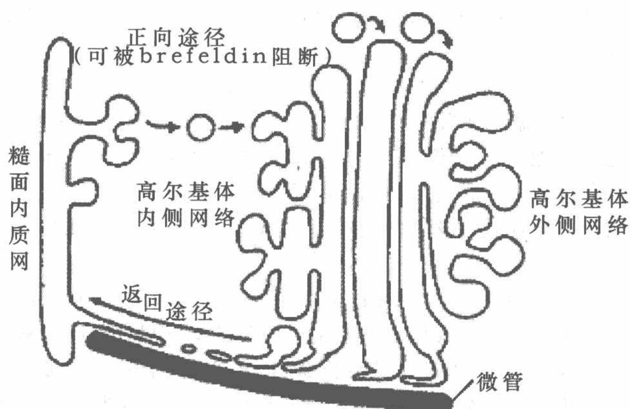


图 3-20　高尔基体和内质网间的双向运输
（引自 Alberts et al，1994）

五、质体

质体是真核植物细胞的细胞器之一。植物细胞区别于动物细胞的最主要特征之一就是它含有质体（某些原生动物也有质体）。质体外围由两层膜包被。由于质体所含色素和功能的不同，可分为蛋白质体、油质体、淀粉质体、白色体、叶绿体和有色体等类型。

（一）前质体

前质体（或称原质体）是质体的前体，为无色双层膜颗粒，内含一些散乱的小泡和遗传信息及其表达系统，通常存在于植物的分生组织中，能进行多次分裂并发育成为白色体和叶绿体。在黑暗条件下，前质体发育成为白色体，在光照条件下则发育为叶绿体。

（二）白色体

白色体无色，内有简单的片层体结构。主要存在于分生组织以及不见光的细胞中。因所在组织和功能的不同可分为：造粉体、造蛋白体和造油体。例如，贮藏组织的白色体内积累了合成的淀粉粒，这种白色体就特称为造粉体。据此而推，积累了结晶形成的蛋白质就称为造蛋白体，积累了脂肪就称为造油体。

（三）有色体

有色体中含有类胡萝卜素等色素，但不含叶绿素，无类囊体结构，结构上与前质体类似。由于胡萝卜素与叶黄素的含量比例不同而使不同的有色体分别呈现黄色、橙色或橙红色。果实、花瓣、某些植物的根、秋天落叶的颜色主要是由于这些器官组织中含有各种有色体。例如，西红柿的红色来自一种含有特殊的类胡萝卜素和番茄红素的有色体，还有辣椒、柑橘和草莓等果实的颜色都与有色体密切相关。

（四）叶绿体

1. 叶绿体的形状、数目和大小　藻类一般每个细胞只有一个、两个或少数几个叶绿体。形状有杯状（如衣藻）、螺旋带状（如水绵）等。高等植物细胞中叶绿体通常呈椭球形，数目较多，可达上百个。叶绿体在细胞中的分布与光照有关。光照时，叶绿体常分布在细胞外围；黑暗时，叶绿体常流向细胞内部。叶绿体的大小为$(2\sim4)\times(4\sim10)\mu m$。

2. 高等植物叶绿体的结构

（1）内、外双层膜　叶绿体具有双层膜结构，两膜间没有直接联系。叶绿体外膜的通透性比内膜大得多。

外膜有很多孔洞蛋白通道，最大可允许相对分子质量为13000以下的分子通过，许多化合物如核苷、Pi、羧酸类和蔗糖等均可透过，因此细胞质中的大多数营养分子都可以自由进入膜间空隙，使叶绿体的膜间腔环境与细胞基质的环境相差无几。

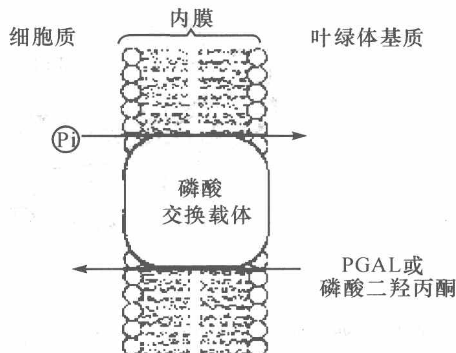


图 3-21　叶绿体内膜中磷酸-磷酸甘油醛转运蛋白

内膜对物质透过较差，其选择透过性比外膜强，是细胞质基质与叶绿体基质之间的功能屏障。CO_2、O_2、Pi、H_2O、磷酸甘油酸、丙糖磷酸、双羧酸氨基酸等物质可以透过内膜，ATP、ADP、己糖磷酸、葡萄糖及果糖等透过内膜较慢，蔗糖、C_5 糖双磷酸酯、$NADP^+$ 及焦磷酸（PPi）需要特殊的转运体才能通过内膜。除 CO_2 和 O_2 外，其他物质都必须借助于膜上的转运蛋白才能通过，并且都是协助扩散。内膜上的转运蛋白的一个重要运输机制是通过交换进行的，如图 3-21，22 所示，磷酸交换载体和二羧酸交换载体就是这样帮助转运的，此外内膜中还有 ADP－ATP 交换载体、葡萄糖载体（活性较小）和乙醇酸载体等。

（2）基粒　在叶绿体内部存在复杂的层膜结构，它悬浮于基质中，这些层膜又叫类囊体，与叶绿体内膜可能无联系。类囊体的四周是单层膜结构，中间为空腔，整个呈扁盘状。所有参与光合作用的色素、参与电子传递的载体，以及质子泵和 ATP 合成酶复合体都高度有序地排列在类囊体膜上。类囊体腔内积累了大量的 H^+。类囊体通常是几十个垛叠在一起而成为基粒，也称基粒类囊体（图 3-23）。相邻基粒经网管状或扁平状的基质类囊体相连，使类囊体腔彼此相通，因而一个叶绿体内的全部类囊体实际上是一个完整连续的封闭膜囊，膜系统的膜囊与基质相隔开，有利于光合磷酸化过程中 H^+ 梯度的形成。

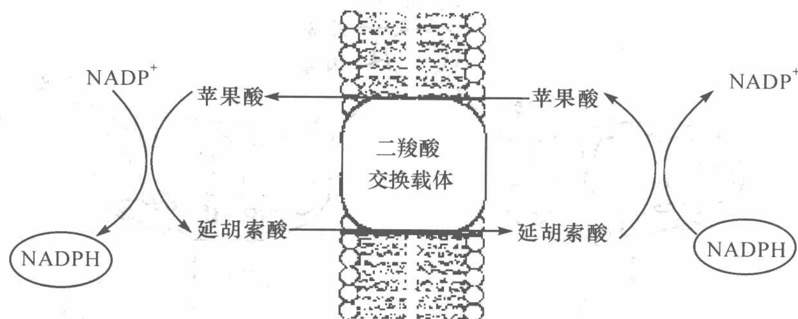


图 3-22 叶绿体内膜中苹果酸—延胡索酸穿梭转运蛋白



图 3-23 叶绿体模式图

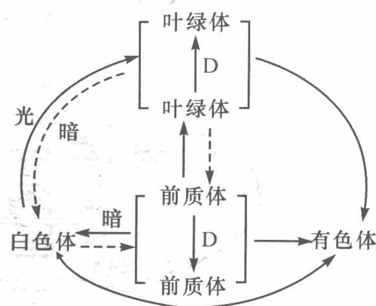


图 3-24 质体转化的图解
实线表示分化，虚线表示脱分化，
短箭头 D 表示通过分裂增殖

(3)基质 叶绿体的基质中也有自己特有的 DNA、RNA、核糖体和进行蛋白质生物合成的酶，能合成一部分自己所必需的蛋白质，因此叶绿体内共生起源假说为许多人所认可；此外还含有许多淀粉颗粒和大量的可溶性蛋白(其中 RuBP 羧化酶占 60%左右)等。质体 DNA 简称 ctDNA，双链环状，有 200000～2500000bp，只有核 DNA 几百分之一的大小，一个质体约有 12 个 ctDNA。质体中的 mRNA 既可以由叶绿体自身转录，也可以由核基因转录。质体中的蛋白质有很多是由游离核糖体合成的，但必须在质体内通过相关的加工才会有活性。有人认为，叶绿体是古代蓝藻被某种异养细菌吞噬并共生发展进化而来的，所以叶绿体内膜与蓝藻细胞膜的结构非常相似。

由上可知，光合色素分布于类囊体上，与光合作用有关的酶分布于基粒和基质中。

3.叶绿体的作用 叶绿体是植物细胞进行光合作用的场所。

(五) 三种质体的增殖与转化

叶绿体(和线粒体)具有半自主性复制的能力，因为它们具有环状 DNA、RNA、核糖体及相关的一系列酶，可以自主性合成构成叶绿体所需要的全部 DNA 和一部分蛋白质，但更多种类的蛋白质是由核基因编码的，就是 DNA 聚合酶也是由核基因编码、细胞质核糖体合成的，因此，它们的增殖过程对细胞核基因有更大的依赖性。ctDNA 的半保留复制发生在 G_1 期。三种质体的转化关系如图 3-24。

叶绿体既可能由前质体发育而来(图 3-24,25)也可以通过叶绿体的分裂而增殖，但具体的分裂方式目前不很清楚，在电镜下观察时与线粒体的增殖相似。通常认为是叶绿体的近中部处向内收缩，最后分开成为两个子叶绿体。叶绿体的分裂一般并不需要光，但光对叶绿体的发育是重要的。在弱光下，由前质体发育成的叶绿体基粒数目和每一基粒的片层数目均比生长在强光下的多，基粒直径也更大。

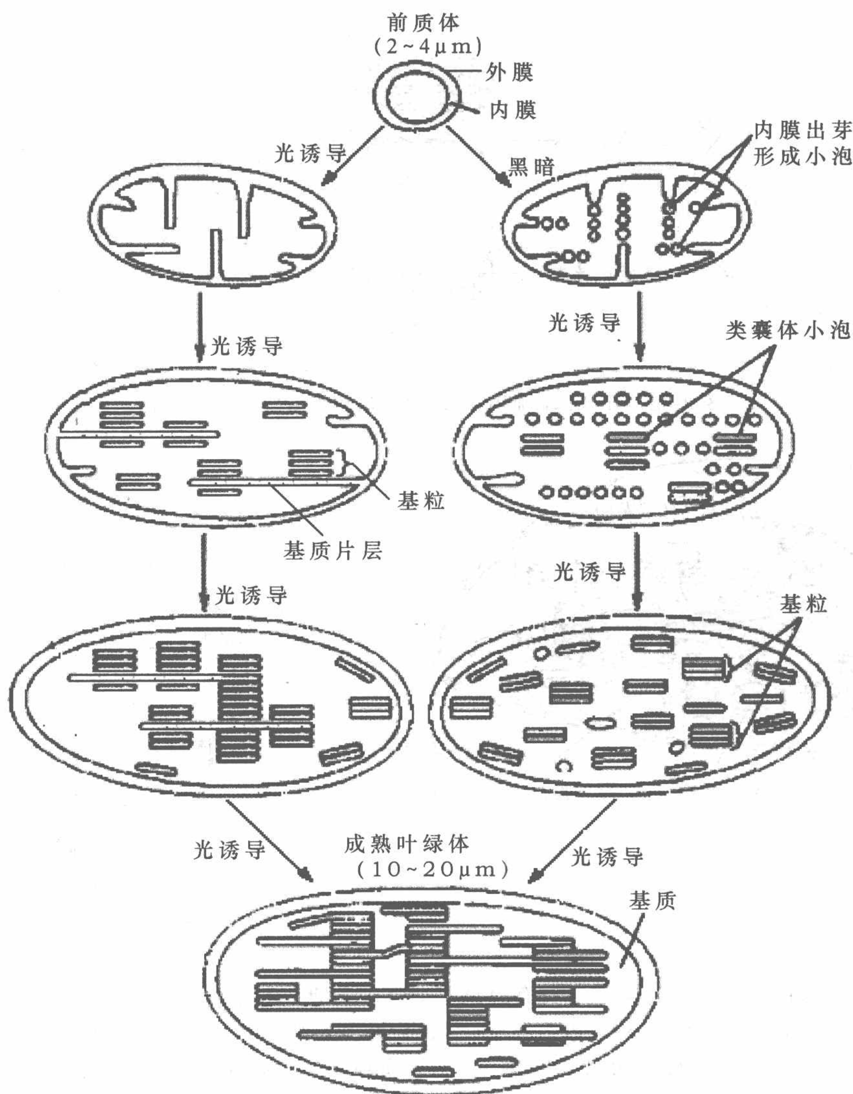


图 3-25　光诱导前质体分化成叶绿体的两个途径

六、线粒体

(一)线粒体的形态、大小与分布

线粒体一般为线状,也有粒状或短线状,肝细胞中还发现线粒体有分支状并多个线粒体相互交织成网络状态存在。线粒体的大小一般为(0.5～1.0)×(1.5～3)μm,只有叶绿体的 1/3 大小,可用光学显微镜观察。有些细胞只有一个线粒体,而一些肝细胞则有 500～1000 个。线粒体在代谢率高的细胞中含量较多,并且在细胞中的分布不一定是均匀的,会比较集中分布在细胞中代谢活跃或呼吸底物较集中的区域,如肌细胞的肌纤维中分布有很多的线粒体。含有叶绿体的植物细胞一般比动物细胞含有较少的线粒体。

(二)线粒体的结构

线粒体的结构必须在电镜下才能看得清楚(图 3-26)。

1. 内外双层膜　外膜平滑而连续,只有少数酶。外膜含有孔洞蛋白通道,通透性较大,如 ATP、$NAD(H)^+$、辅酶 A 等可以自由通过外膜,因而使内外膜的膜间腔的成分与细胞基质的溶胶基本相似。

内膜反复延伸折入内部空间形成嵴,其上主要存在呼吸电子传递链载体、ADP-ATP 转位酶、ATP 合成

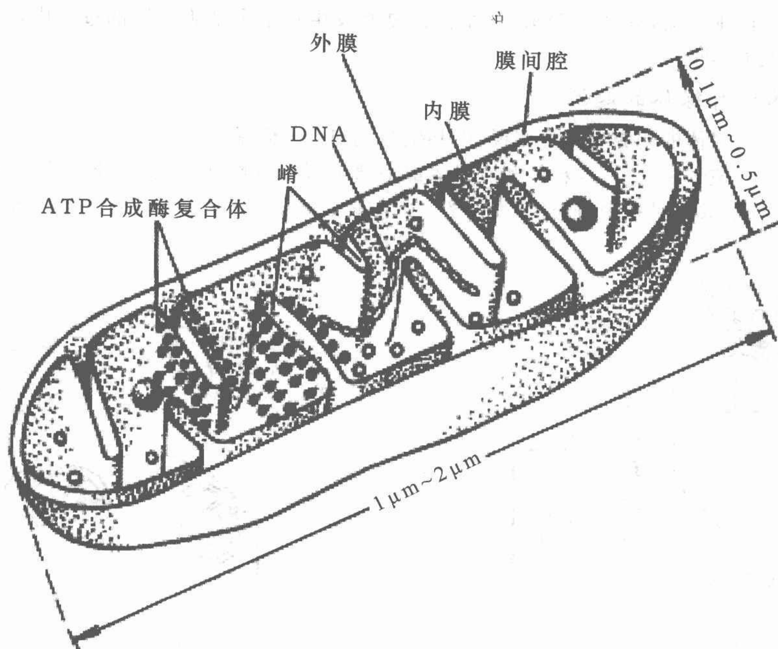


图 3-26 线粒体模式图

酶以及其他膜转运蛋白(图 3-27)。内膜通透性小,不能让包括 H^+ 在内的绝大多数离子和小分子自由透过。因此,内膜的酶类较外膜复杂得多,可以大致分为三类:①运输酶类及运载体;②合成酶类,如有与 DNA 复制、转录和翻译有关的酶;③电子传递和 ATP 合成酶类。内膜的标志性酶是细胞色素氧化酶。好氧原核生物没有线粒体,但其细胞膜有相当于线粒体内膜的作用。

外、内膜不相连,膜间腔存在一系列激酶和 H^+。外膜含有 14 种蛋白质,内膜含有 21 种蛋白质,并且蛋白质的含量外膜比内膜少。

2. 基粒　基粒实为 ATP 合成酶复合体,位于内膜和嵴的内表面,是合成 ATP 的具体部位。

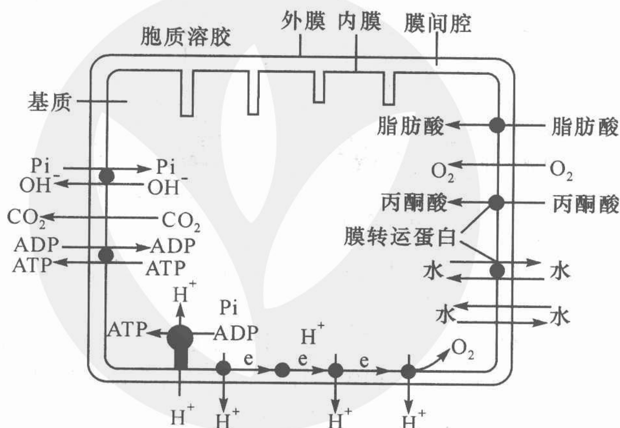


图 3-27 线粒体内膜中的运输系统

3. 基质　基质是蛋白质性质的胶状物质,含几十种酶、双链环状 DNA、RNA、核糖体以及多种代谢中间产物。线粒体 DNA 简称 mtDNA,约有 16000bp,一个线粒体含有的 mtDNA 约 6 个。基质中的酶最多,与三羧酸循环、脂肪酸氧化、氨基酸降解等有关的酶都存在于基质之中。其中有些酶系组成网状结构,与内膜内侧有一定的连接。

(三)线粒体的功能

线粒体的主要功能就是通过氧化磷酸化过程合成 ATP,为细胞生命活动直接提供能量。线粒体是糖类、脂肪和氨基酸最终氧化释放能量的场所。线粒体还有稳定细胞质基质中 Ca^{2+} 浓度的作用。

(四)线粒体的增殖

一般认为,线粒体能以横向二分裂方式增殖,有的以出芽方式增殖。在细胞发育过程中,线粒体也随之生长,膜表面积增加,基质蛋白质增多,以及 mtDNA 进行复制,然后线粒体再分裂。与叶绿体一样,线粒体

也是一种半自主性的细胞器，只是 mtDNA 的半保留复制发生在整个细胞周期的过程中，而且主要发生在细胞周期的 S 期及 G_2 期。

(五)线粒体和叶绿体的起源

有关线粒体和叶绿体的起源有两种假说：内共生假说和分化假说。

1. 内共生假说　该学说认为，线粒体和叶绿体都来源于原核生物，即需氧异养型原始细菌被原始真核细胞吞噬后，在长期的共生过程中，通过演变形成了线粒体(图 3-28)；原始蓝藻或光合细菌被真核细胞吞噬后演变形成了叶绿体。

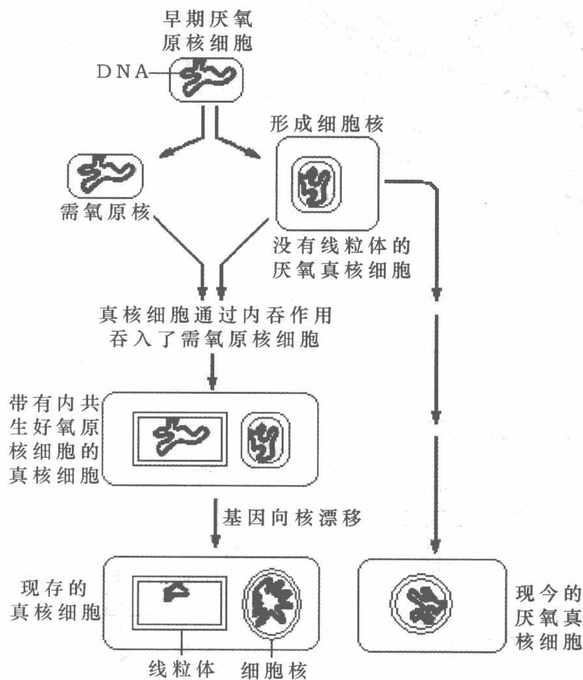


图 3-28　线粒体起源的内共生假说模型图解

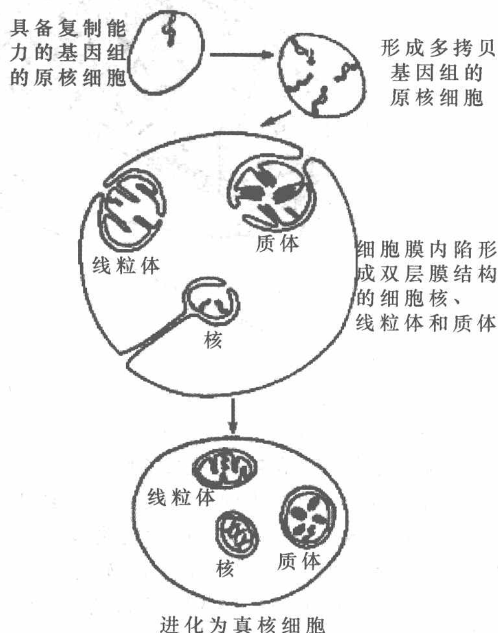


图 3-29　线粒体和叶绿体起源的分化假说模型图解

2. 分化假说　分化假说又称非共生假说(图 3-29)，有几种模型，其中 Uzzell(1974)等人认为：在进化的最初阶段，原核细胞基因组进行复制，并不伴有细胞分裂，而是在基因组附近的质膜内陷形成双层膜，将分离的基因组包围在这些双层膜的结构中，从而形成结构相似的原始的细胞核和叶绿体、线粒体等细胞器。后来在进化的过程中，增强分化，核膜失去了呼吸作用和光合作用的能力，线粒体成了细胞的呼吸结构，叶绿体成了细胞的光合结构，因而原始的原核细胞进化成了真核细胞。

两个假说各有道理，但至于起源的真正过程还有待于进一步探讨和研究。

七、溶酶体

(一)溶酶体的结构和产生

溶酶体是由高尔基体的囊泡发育而成的，外覆一层膜，近似球形结构。不同来源的溶酶体在形态、大小，甚至所含的酶的种类都有可能不同。溶酶体普遍存在于动物细胞中。植物细胞中没有溶酶体，但其圆球体和液泡内含多种酸性水解酶，有相当于动物溶酶体的作用。细菌中没有发现溶酶体。

溶酶体内含有 60 多种能够水解多糖、脂肪、磷脂、核酸和蛋白质的酸性酶(图 3-30)，这些酶有的是水溶性的，有的则结合在膜上。这些酶由粗面内质网合成，经高尔基体加工、分类和浓缩，最后经高尔基体以出芽的方式转移到溶酶体中。

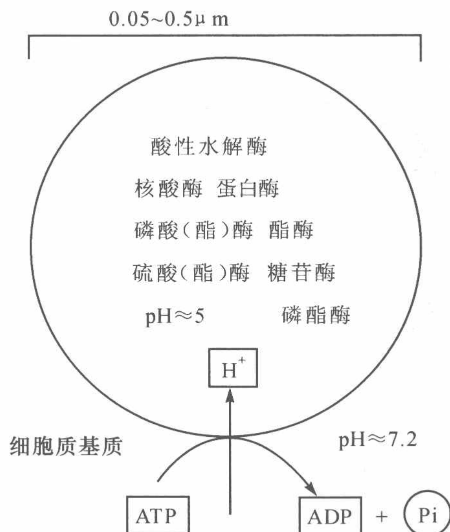


图 3-30 溶解体图解

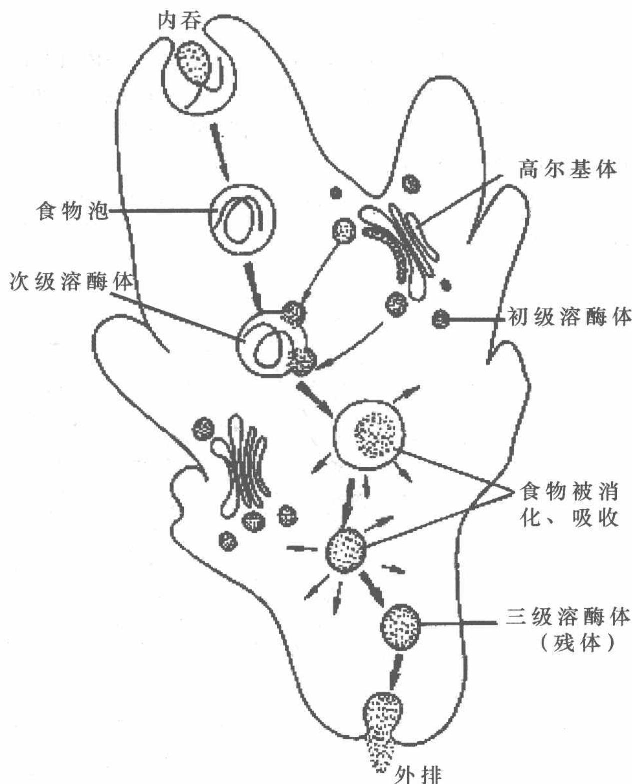


图 3-31 溶酶体参与细胞消化

溶酶体内的 pH 为 5 左右,是其中酶促反应的最适 pH,而细胞质基质的 pH 都在 7 左右。

(二) 溶酶体的功能

1. 异体吞噬 由高尔基体产生的初级溶酶体与食物泡融合形成次级溶酶体(图 3-31),将吞噬进入的食物或致病菌等大颗粒物质消化成小分子并进入细胞质基质,残渣通过外排作用排出细胞,由此实现了细胞内消化或防御功能。

2. 自体吞噬 在细胞分化过程中,某些衰老细胞器、生物大分子和损伤、死亡的细胞陷入初级溶酶体而成为次级溶酶体,并进行消化,具有清除体内垃圾的作用。这是机体自身更新组织的需要。

3. 细胞自溶 如蝌蚪发育为青蛙时,其尾部的退化就是由于尾部细胞溶酶体在一定条件下膜破裂,其内的水解酶释放到细胞质中,从而使整个细胞被酶水解、消化,甚至死亡,发生细胞自溶。

细胞自溶在个体正常发育过程中对器官及组织的改建有重要作用,同时也有利于对死亡细胞的清除。

溶酶体的膜之所以不被自身的酶所水解,能与细胞质其他部分安全分隔开,这是因为溶酶体的膜不同于其他生物膜:①存在高度糖基化的膜蛋白;②膜上有 H^+ 泵,使膜内的 H^+ 浓度比细胞质高 100 倍;③膜上有多种载体蛋白,可将水解产物运向膜外。这是内膜系统分隔而使代谢区域化的典型。

(三)溶酶体与疾病

目前已知与溶酶体有关的先天性疾病有 30 多种,其中绝大多数是由于缺乏某些溶酶体酶,导致某种物质在组织中大量积累。如类风湿关节炎就是病人的溶酶体膜的脆性增加,溶酶体酶被释放到关节处的细胞间质中,使骨组织受到侵蚀,引起炎症。

八、微 体

微体是一种和溶酶体很相似的小体,也呈单层膜的泡状结构,但所含的酶却和溶酶体不同。微体主要包括过氧化物酶体和乙醛酸循环体,后者主要见于植物细胞。现在倾向于乙醛酸循环体也属于过氧化物酶体。

(一)过氧化物酶体

1.过氧化物酶体的分布和异质性　过氧化物酶体(图 3-32)分布广泛,存在于真核细胞中,但在肝细胞和肾细胞中数量特别多。在哺乳动物中,只有几种器官(如肝、肾)的细胞中看到典型的过氧化物酶体。过氧化物酶体是一种高度异质性的细胞器,在不同细胞中其形态和结构可能会有不同,所含酶的种类和数量也不尽相同,并可随生活环境而发生变化。

植物体中的过氧化物酶体可分为两类,其中在萌发种子细胞中的那类由于参与乙醛酸循环,因此又称为乙醛酸循环体。

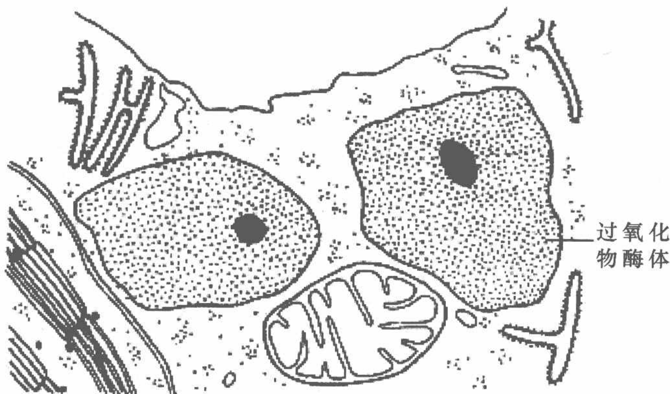


图 3-32　烟草叶细胞中的微体(过氧化物酶体)
(微体内黑斑是过氧化氢酶结晶)

2.过氧化物酶体中的酶类　过氧化物酶体含有丰富的酶类,现在总共发现了 40 多种酶,可分为氧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶三大类。

氧化酶多种,都有催化生成过氧化氢的作用。各种氧化酶约占过氧化物酶体的酶总量的 60%,它们虽能氧化多种底物,但有一个共同的基本特征:在氧化底物过程中,氧化酶使氧分子还原成过氧化氢。即:$RH_2 + O_2 \longrightarrow R + H_2O_2$

过氧化氢酶有催化过氧化氢分解的作用,即 $2H_2O_2 \longrightarrow 2H_2O + O_2$。过氧化氢酶是所有过氧化物酶体所共有的,约占总酶量的 40%,因此过氧化氢酶是这种细胞器的特征性酶(即标志酶)。

3.过氧化物酶体的功能　过氧化物酶体和线粒体都是细胞中氧化有机物的细胞器,只是前者不生成 ATP。

(1)解毒作用　过氧化氢酶使过氧化氢分解成 H_2O 和 O_2,这时的电子供体首选是甲醇、乙醇、亚硝酸或甲酸等小分子;当这些物质不存在时,过氧化氢本身也可作为电子供体。人们饮入的酒精,25%以上是在过氧化物酶体中被氧化的。因此,可以认为氧化酶和过氧化氢酶形成了简单的呼吸链(图 3-33)。从各种底物脱下的电子和氢最终与氧分子结合成水。但过氧化物酶体中的这种呼吸链与线粒体的不同,它不与 ATP 的磷酸化作用耦联,不产生 ATP,所释放的能量全部以热能的形式散失。

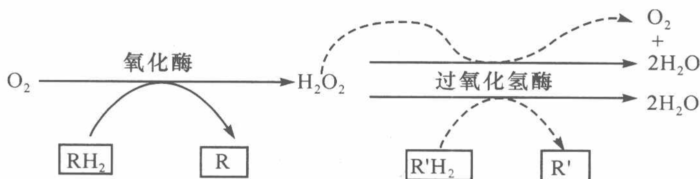


图 3-33　过氧化物酶体中的呼吸链

(2)对氧气浓度的调节作用　细胞中的过氧化物酶体和线粒体对氧气的利用能力是不一样的,如图 3-34所示。当细胞中氧气浓度较低时,这些氧气几乎只被线粒体利用;当氧气浓度较高时,过多的氧气几乎全部被过氧化物酶体利用,这样可使细胞免受高浓度氧气的毒害作用。

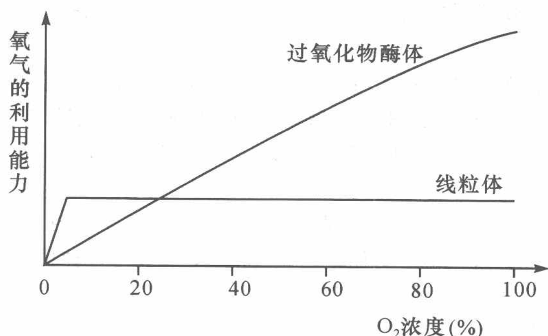


图 3-34 过氧化物酶体和线粒体中氧气浓度与利用能力的关系

(3)脂肪酸的氧化作用 过氧化物酶体中有较多的脂肪酸β-氧化酶。脂肪酸通过β氧化产生乙酰CoA,并运到细胞基质中以备在生物合成反应中再利用。在哺乳动物细胞中的β氧化发生在线粒体和过氧化物酶体中,各占脂肪酸氧化的75%～50%和25%～50%;在酵母菌和植物细胞中,这种反应仅存在于过氧化物酶体(乙醛酸循环体)。高脂肪代谢物或受凉都能诱导过氧化物酶体的β氧化系统,增强脂肪酸的氧化。

此外,与N代谢也有一定的关系;植物叶细胞中的一种过氧化物酶体还参与“光呼吸”(具体在植物“光呼吸”中讲述)。

4.过氧化物酶体的生物发生 像线粒体那样,过氧化物酶体通过二分裂的形式增殖,但过氧化物酶体没有自己的DNA,所有的蛋白质和酶都由游离核糖体合成,所需要的磷脂则由内质网合成并通过细胞质溶胶中的磷脂交换蛋白转运而来。

(二)乙醛酸循环体

1967年,R. W. Breidenbach等人发现了在形态大小上与过氧化物酶体极为相似的乙醛酸循环体。乙醛酸循环体广泛存在于种子的脂肪组织等多种植物组织和器官的细胞中。在种子萌发生成幼苗的细胞中,乙醛酸循环体中的脂肪酸通过β-氧化产生的乙酰CoA,通过乙醛酸循环(图4-23)合成琥珀酸,进入线粒体后经过三羧酸循环形成草酰乙酸,草酰乙酸进入细胞质基质合成糖类物质。乙醛酸循环体不存在于动物细胞中,因此动物细胞不能将脂肪酸转化为糖类。

九、液　泡

(一)液泡的产生和结构

液泡是在细胞质中由单层膜包围的充满水液的泡,是普遍存在于植物细胞中的一种细胞器。原生动物的伸缩泡也是一种液泡。植物细胞中的液泡有其发生发展的过程:茎尖和根尖的分生组织细胞是液泡发生和形成的场所,在这些细胞中产生许多小型的原液泡,它起源于内质网,具有溶酶体的性质。在茎尖和根尖后部,随着细胞的分化和生长,原液泡通过吞噬细胞质而不断扩大;同时这些小液泡又相互融合,以致最后形成中央大液泡,将细胞质和细胞核挤到细胞的周缘(图3-35)。

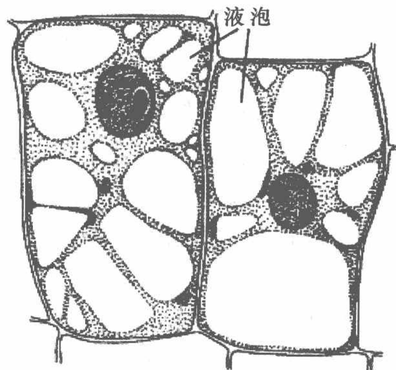


图 3-35 植物细胞的液泡

(二)细胞液的成分

植物液泡中的液体称为细胞液,包含着大量的离子、代谢中间产物及次生代谢产物,其中溶有无机盐、氨基酸、糖类、多种酶、有机酸或植物碱、各种色素,特别是花青素等多种有机成分。

细胞液中的多种酶主要是一些酸性水解酶,如酸性磷酸酶、蛋白酶、核酸酶、酯酶、糖苷酶及氧化还原酶等,能水解相关的大分子有机物,因此具有“自体吞噬”、“异体吞噬”等作用,因而能促进细胞的分化。

(三)细胞液的作用

1.产生膨压作用。液泡中的大量水使植物细胞经常处于吸涨饱满的状态,并具有抗旱和抗寒(低温不

易冻结)的能力。这是由于液泡膜特殊的选择透性，能使许多物质大量集聚在液泡中，使细泡液具有高渗性。

2. 起储备库的作用。液泡为植物代谢产物提供临时的储备库，如甘蔗茎和甜菜根中的细胞液储存了大量的蔗糖，茶叶细胞液中含有大量的丹宁和咖啡碱，多种植物种子的液泡还能暂时贮藏蛋白质、脂肪和多糖，此外液泡还含有多种离子、柠檬酸、苹果酸和多种氨基酸等。这些物质输入和输出液泡，对细胞代谢起着调节和稳定的作用。

3. 积极参与细胞中物质的生化循环，参与细胞分化和细胞衰老等重要生命过程。液泡中的不少酶类是水解酶，它们在一定条件下，能分解液泡中的储藏物质，重新用来参与各种代谢活动。液泡可以以“自体吞噬”的方式将衰老的细胞器如线粒体、质体或内质网残片吞入而予以分解清除。

4. 细胞液中的花青素参与植物相应器官的呈色。花、果实和叶的紫色、深红色都是决定于花青素的。花青素在酸性条件下呈红色，在中性条件下呈紫色，而在碱性条件下呈蓝色。

5. 收集、隔离和处理有毒物质。液泡能收集细胞质中的某些有毒物质，并在液泡中使之与单宁等有关物质结合而丧失毒性。盐生植物的盐腺细胞的液泡能够吸收和积累大量的盐离子，然后通过液泡的小泡膜流将盐分分泌到体外，使细胞质中的盐浓度稳定在正常的无害状态。

6. 有防御的作用。许多植物细胞液泡中包含有几丁质酶，能水解入侵的真菌细胞壁。有的液泡还能吞噬一些病原体并将之消化。

十、中心体

中心体由相互垂直的两个中心粒及其周围的原生质组成。植物和一些原生动物的中心体没有中心粒。

(一)中心粒的分布

中心粒是一类由微管构成的细胞器(图 3-36)，存在于大部分真核细胞中，但种子植物和某些原生动物细胞中没有中心粒。

(二)中心粒的结构

通常一个细胞中有两个中心粒，彼此成直角排列。每个中心粒的横切面上可以看到四周有 9 束微管(微管的结构详见“细胞质骨架”)，每束由三根微管组成，称为三体微管，中央没有微管，这种结构模式称为 9(3)＋ 0 排列(图 3-36)。

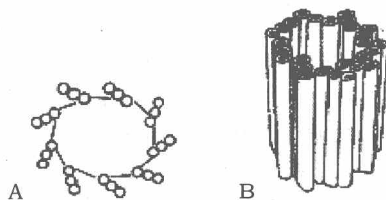


图 3-36　中心粒结构
A. 基粒横切；B. 中心粒模式图

(三)中心体的作用

中心体是细胞主要的微管组织中心，许多微管如细胞分裂时的纺锤体微管都是从这里放射状地伸向细胞质中的。最近研究认为，真正起微管组织作用的不是中心粒本身，而是中心粒周围的一些特异性蛋白或与之相当的物质。

十一、细胞质骨架

包围在各细胞器外面的细胞溶质不是简单的均质液体，而是含有一个由三种或四种蛋白纤维构成的支架，即细胞质骨架(图 3-37)。这 4 种蛋白纤维是微管、微丝、中间丝和微梁系统纤维。动物细胞之所以也像植物细胞那样具有一定的形态，就是因为这些细胞骨架的作用。

(一)微管

1. 微管的形态、成分、结构和分布　微管是宽约 24nm 的中空长管状纤维。微管由微管蛋白亚基组装而成，每个微管蛋白亚基都是由 2 个非常相似的球蛋白(α-微管蛋白和 β-微管蛋白)结合而成的异二聚体，这种 αβ-微管蛋白二聚体是细胞质内游离态微管蛋白的主要存在形式，也是微管组装的基本结构单位。α 和 β 蛋白的氨基酸序列有 35%～40%是同源的，两者均由 450 个氨基酸残基构成。从低等的单细胞真核生物到高等哺乳动物，微管蛋白在生物进化过程中可能是最稳定的蛋白分子之一。由 α 和 β 亚基构成的双体分子按螺旋排列，盘绕而成一层微管管壁(图 3-38B)。微管或成束存在(双联体或三联体，图 3-39)，或以单体分散于细胞质中呈网状分布。在细胞四周较多，有支持作用。微管在细胞中可随细胞生理状态的变化而解聚成亚基，亚基也可在 GTP 供能时重新组装成完整的微管，从而实现相应的运动。微管蛋白分子在生物

进化上可能是最稳定的蛋白质之一。例如，从猪脑中分离出来的微管蛋白在实验室中可供衣藻用来组装鞭毛。

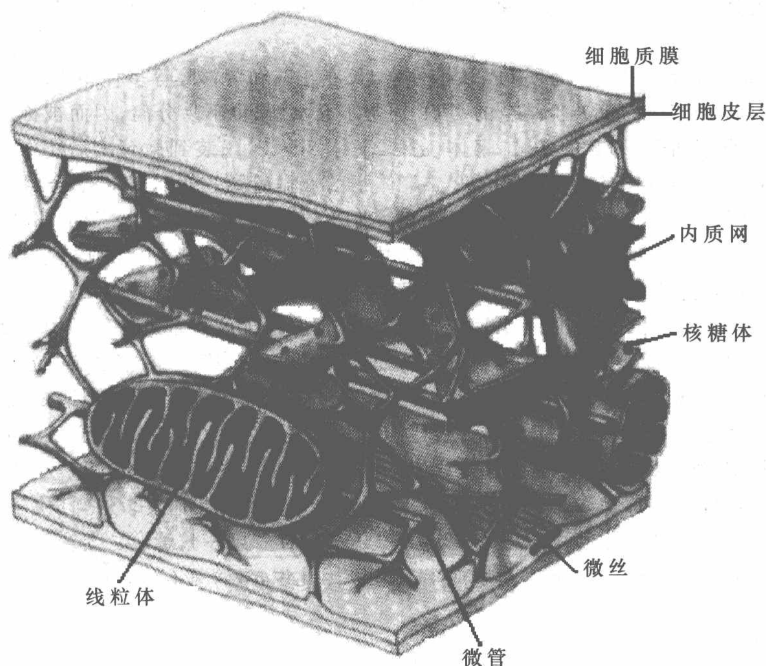


图 3-37　细胞骨架的组成和功能

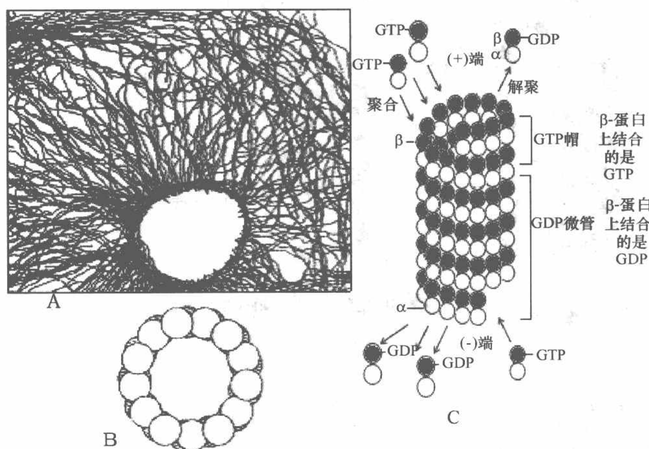




图 3-38　微管

A. 成纤维细胞中的微管，注意核周和细胞边缘微管较多

B. 微管横切　C. 微管聚合和解聚

图 3-39　三种微管排列方式（示横切面）

2. 微管组织中心　在正常生理状态下，微管的装配总是先从一定区域开始的，该区域即称为微管组织中心（MTOC）。中心体是主要的微管组织中心，其他的如基体（也称基粒）是鞭毛和纤毛的微管组织中心；此外，染色体的动粒在体外也能组装微管，在体内尚无确切的证据。

MTOC 不仅为微管提供了生长的起点，而且决定了微管的方向性，还能封闭微管的起点端并使之稳定不解聚。靠近 MTOC 的一端是负端（－），远离 MTOC 的一端是正端（＋），指向细胞质，常常靠近细胞质膜。在细胞有丝分裂过程中，（＋）端与染色体的着丝粒相连。

3. 微管的聚合与解聚的动态过程　细胞内微管的聚合和解聚在时间和空间上都受到严格的控制。在间期细胞中，细胞质二聚体的聚合与解聚处于动态平衡，因而也使相关细胞结构产生运动，这种平衡受细胞周期调控。在细胞分裂前期，胞质微管网络中微管解聚，游离的微管蛋白二聚体组装成纺锤体；分裂末期发生逆向转变。

目前发现，α 和 β-微管蛋白上各有 GTP、秋水仙素、长春花碱和紫杉醇等多种物质的结合位点。可能是由于构象上的原因，α-微管蛋白上共价结合的 GTP 通常不会水解，也不易分离，因而被称为不可交换位点，即 N 位点。而当结合了两个 GTP 的 αβ 二聚体（αβ 二聚体-2GTP）组装到微管上后不久，β-微管蛋白上的 GTP 可水解成 GDP。当从微管上去组装后，αβ 二聚体中的 β-微管蛋白上非共价结合的 GDP 又被替换成 GTP，然后再参与微管的组装。所以 β-微管蛋白上的 GTP 结合位点称为可交换位点，即 E 位点。

科学家在体外试验中发现，微管的聚合组装包括成核和延长两个步骤，其中成核过程是微管组装的限速步骤（图 3-40）。成核过程包括三步：第一步，α、β 两蛋白形成长度为 8nm 的 αβ 二聚体（两蛋白各结合一个 GTP），αβ 二聚体先沿纵向聚合形成一个短的原纤维，这种原纤维可能是不够稳定的。第二步，以原纤维为基础，经过在两末端和侧面增加二聚体而扩展为弯曲的片状结构。第三步，当螺旋带加宽至 13 根原纤维时，即合拢成微管的壁。游离的 αβ 二聚体-2GTP 再不断加到这一微管的两端点并使之延长。

在图 3-40 中，微管下末端暴露的是 α-微管蛋白-GTP（与之相连的是 β-微管蛋白-GDP），亲和 αβ 二聚体-2GTP 的能力较弱，组装速度较慢，且慢于末端上 αβ 二聚体的 β-微管蛋白的 GTP 水解，称为（－）端；上末端暴露的是 β-微管蛋白-GTP，亲和 αβ 二聚体-2GTP 的能力较强，组装速度较快，且快于末端上 β-微管蛋白的 GTP 水解，称为（＋）端。因此，在整个微管上，（＋）末端的多数 β-微管蛋白仍然连的是 GTP，形成一个 GTP 帽；其他 β-微管蛋白上的 GTP 都水解成了 GDP。因此说，微管是有极性的。在同一根微管的 13 条原纤维中，所有 αβ 二聚体的取向都是相同的。

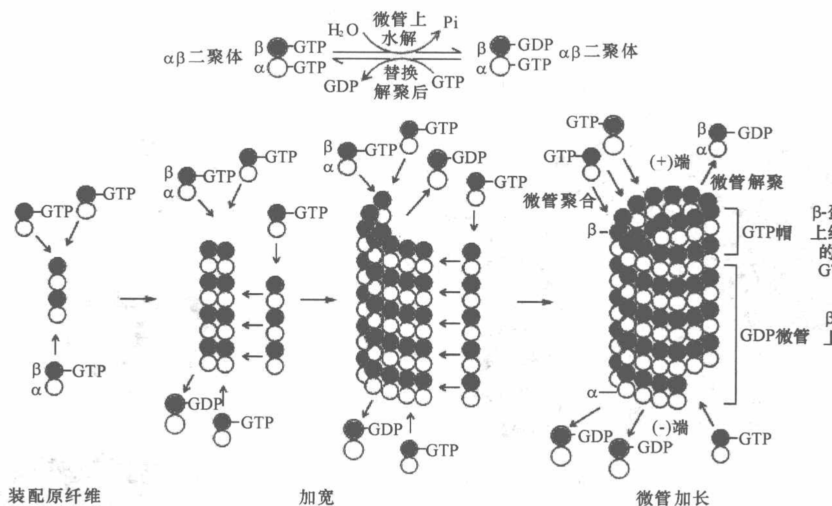


图 3-40　微管的装配过程（改自 Lodish et al.，1999）
（＋）端的聚合速度显著大于解聚速度，延长快；
（－）端的聚合速度稍大于或等于或小于解聚速度，取决于二聚体的浓度；
图中所有二聚体上的 α-蛋白都结合 GTP，而 β-蛋白在二聚体游离状态
或微管末端的 GTP 帽处都结合 GTP，在微管其他部位则已水解成 GDP 了

4. 微管稳定性及其影响因素　微管的稳定性可分为稳定的和不稳定的。组成纺锤体的微管是单体的，不稳定的、暂时的；组成鞭毛、纤毛和中心粒的微管是双、三联体的，稳定的、永久的。

影响微管稳定性的因素很多，其中主要有微管本身的结构类型、GTP 浓度和 αβ 二聚体-2GTP 浓度、压力、温度、pH、微管蛋白临界浓度、某些药物等。

与其他所有生化反应一样，微管的组装同样与其底物（αβ 二聚体-2GTP）的浓度有关。当 αβ 二聚体-2GTP 浓度较高时，在微管的末端组装的速度就快（且快于去组装），使微管延长。αβ 二聚体-2GTP 组装到

微管末端上，不久后β-微管蛋白的GTP水解成GDP，β-微管蛋白-GDP与微管末端的亲和力较小，其αβ二聚体容易从微管的末端离开而使微管解聚。当游离的αβ二聚体-2GTP浓度较高时，使得微管末端的组装速度大于微管末端β-微管蛋白的GTP水解速度时，便可在这个末端上形成了一个所谓的"GTP帽"，从而使这端的微管稳定延长。反之，"GTP帽"缩短甚至消失，微管末端暴露出β-微管蛋白-GDP，导致微管这个末端的结构不稳定而发生解聚。当组装体系中的αβ二聚体-2GTP浓度处于某一数值时，一根微管的(＋)端延长而(－)端缩短；当(＋)端延长与(－)端缩短的速度相同时，微管的长度保持稳定，即所谓的踏车行为(图3-38C)，这时的二聚体浓度称为微管蛋白临界浓度。在细胞内部，微管的一端通常都与一些细胞结构(如中心体)结合，因此在细胞内是否存在踏车行为，目前还尚未知晓。

微管蛋白二聚体-2GTP上的α、β还各有两个结合秋水仙素、长春花碱和紫杉醇等药物的不同位点。秋水仙素(分子式：$C_{22}H_{25}O_6N$)是一种植物碱，容易与游离的αβ二聚体-2GTP结合而成为复合物。复合物既能阻止成核过程，也能结合到微管两末端后而阻止其他αβ二聚体的加入聚合，但不影响微管本身的解聚。因此，一定浓度的秋水仙素不仅能阻止微管的形成和延长，还能促进微管的解聚。当秋水仙素与αβ二聚体-2GTP的量的浓度在1∶20甚至是1∶50时，便可明显抑制αβ二聚体-2GTP的聚合；浓度稍高一点的秋水仙素溶液能使细胞中的微管全部解聚。因此，秋水仙素溶液能使细胞分裂中止，导致细胞染色体数目加倍而形成多倍体细胞。长春花碱和秋水仙素有类似的功能，它的抗癌功能在于它破坏纺锤体后，使癌细胞死亡。

紫杉醇是来自红豆杉属的紫杉体内的一种毒物，只结合在已聚合的微管上，有稳定微管结构，并促使微管聚合的功能，但它也能使细胞停留在分裂期而不继续发展，因而也被用为抗癌药物。

5.微管的作用　除红细胞外，真核细胞都有微管，而原核细胞中没有微管。微管能与其他蛋白共同装配成纺锤体、基粒、中心粒、鞭毛、纤毛、轴突、神经管等结构。因此，微管对细胞具有支架作用，以维持细胞形态；参与鞭毛和纤毛的运动；作为细胞内物质运输的轨道；构建纺锤体，实现染色体的运动。

6.真核细胞的鞭毛和纤毛

(1)鞭毛和纤毛的结构　鞭毛和纤毛是细胞表面的附属物，它们的功能是运动。鞭毛和纤毛的基本结构相同，两者的区别主要在于长度和数量。鞭毛较长，一个细胞常只有一根或少数几根。纤毛很短，但很多，常覆盖细胞全部表面。许多单细胞藻类、原生动物以及多种生物的精子都有鞭毛或纤毛。多细胞动物的一些上皮细胞，如人的气管上皮细胞表面也密生纤毛。

鞭毛和纤毛的基本结构成分都是微管。在真核细胞中，鞭毛或纤毛的横切面上可以看到四周有9束二体微管，中央有两个单体微管，这种结构模式称为9(2)＋2排列(图3-41)。鞭毛和纤毛的基部与埋藏在细胞质中的基粒相连。基粒的微管组成与中心粒相同(图3-36)，微管的组成模式也是9(3)＋0，基粒与中心粒是同源的器官。原核细胞的鞭毛没有微管，无9(2)＋2的结构。

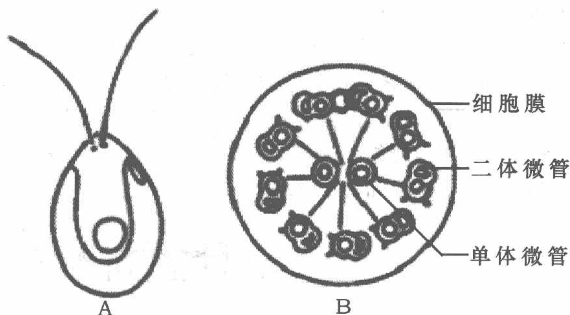


图3-41　鞭毛的微管组成
A. 衣藻　B. 鞭毛(横切示微管组成)

(2)鞭毛和纤毛的的作用　鞭毛和纤毛的摆动可使细胞实现移位的运动，如草履虫、眼虫的游泳运动；或是使细胞周围的液体或颗粒移动，如气管内表面的上皮细胞的纤毛摆动，可将气管内的尘埃等异物移开。

(二)微丝

1.微丝的形态、成分和结构　微丝又称肌动蛋白丝，是实心纤维，宽约4～7nm，比微管细、短、多。微丝的成分是一种球蛋白，名球状肌动蛋白(G-肌动蛋白)，由375个氨基酸残基构成。肌动蛋白的单体即G-肌动蛋白的结构和形状如图3-42A、B所示。和微管蛋白一样，肌动蛋白也没有物种的特异性。

G-肌动蛋白单体相连成串，两串以左手螺旋形式扭缠成束，即成肌动蛋白丝(图3-42C、D)，又称纤维状肌动蛋白(F-肌动蛋白)。肌动蛋白丝普遍分布在真核细胞中，是最丰富的蛋白质。

2.微丝的稳定性及其影响因素　微丝与微管一样，有稳定的长寿微丝和不稳定的短寿微丝。肌纤维、纤维细胞和小肠微绒毛中的微丝，其结构是稳定的、永久的，一旦形成就不存在聚合和解聚的动态过程。细胞质

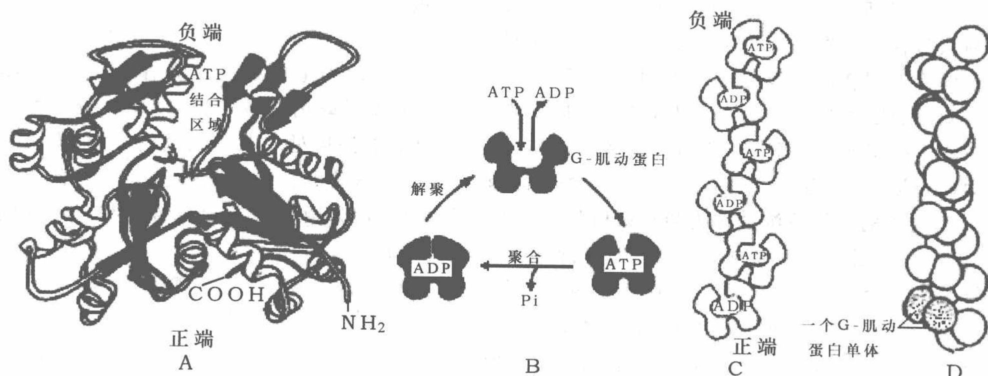


图 3-42　肌动蛋白丝及其极性

A. G-肌动蛋白分子立体结构　B. 肌动蛋白分子模型　C. F-肌动蛋白模型　D. F-肌动蛋白立体结构模型

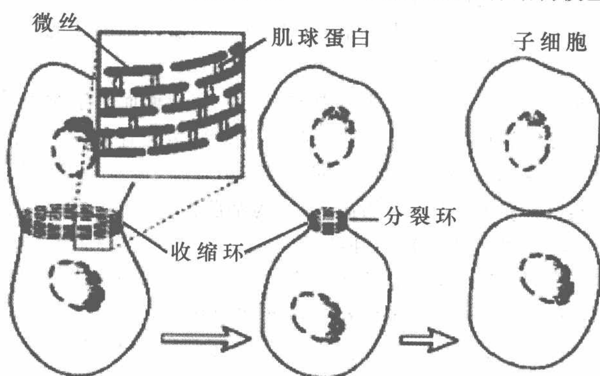


图 3-43　细胞质中的收缩束

分裂环中的微丝实现细胞质的分裂(图 3-43)，动植物细胞的微丝实现细胞质流动，变形虫的伪足生成都是由微丝的活动来完成的。因为这些微丝的结构是暂时的，存在着聚合和解聚的动态过程，从而实现了细胞的相应运动。

细胞松弛素和鬼笔环肽对微丝的稳定性有特异性的影响。细胞松弛素是真菌的一种代谢产物，是微丝的特异性抑制剂。其机制是通过切断微丝并结合在微丝的正端，抑制其组装，促进微丝解聚。当将细胞松弛素加入到活细胞后，肌动蛋白纤维骨架消失，动物细胞的各种活动瘫痪，包括细胞的移动、吞噬作用、细胞分裂等。它对微管和肌细胞中稳定的肌动蛋白丝不起作用。鬼笔环肽是一种毒蕈产生的双环杆肽，它的作用与细胞松弛素相反，可强烈、紧密地结合在微丝上，因而能抑制微丝的解聚从而稳定微丝。

3. 微丝的功能　微丝能实现肌肉收缩、细胞质环流、某些细胞(如变形虫、巨噬细胞)的变形运动(图 3-44)；在动物细胞有丝分裂末期形成胞质分裂环(图 3-43)，实现细胞质的分裂；是细胞内某些物质运输的轨道；参与胞吞和分泌活动；还能限制膜蛋白的移动等。

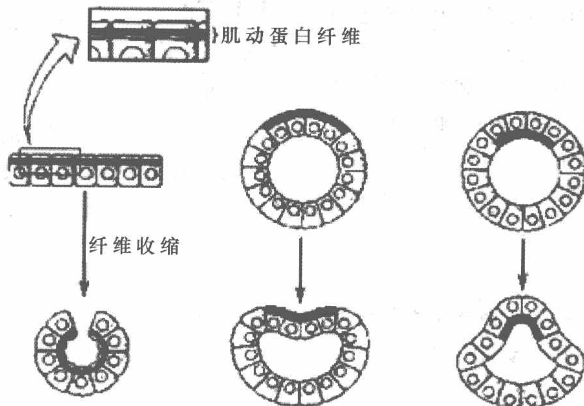


图 3-44　肌动蛋白纤维的收缩对组织形态改变的影响

左：一个扁平的细胞层能够变成圆球形，主要通过相同细胞中同一侧肌动蛋白纤维的收缩完成；
中和右：环状组织中部分细胞肌动蛋白纤维收缩改变局部组织的形态

（三）中间丝（又称中间纤维）

1. 中间丝的形态、成分和结构　除了微管、微丝外，大多数真核生物还有第三种细胞骨架成分。由于这类纤维的直径介于微管与微丝之间（8～10nm），故称为中间纤维。微管和微丝都是由球形蛋白装配起来的，而中间纤维则是由长的、杆状的蛋白质装配的。

构成中间纤维的蛋白质有 6 种之多，不同组织细胞中的中间丝，其化学组成不同。

一条完整的中间丝其横截面包括 32 条多肽链。一般认为组装成中间丝时，先通过两条多肽链杆部的α-螺旋区结合成二聚体，一对二聚体聚合为四聚体，再由四聚体进一步聚合成一根完整的中间丝（图 3-45）。细胞中几乎没有游离的中间纤维蛋白。中间纤维比微管和微丝稳定，就是在一些细胞分裂过程中都保持着聚合的状态，并且目前还没有发现有什么特异性的药物能使中间纤维解聚。

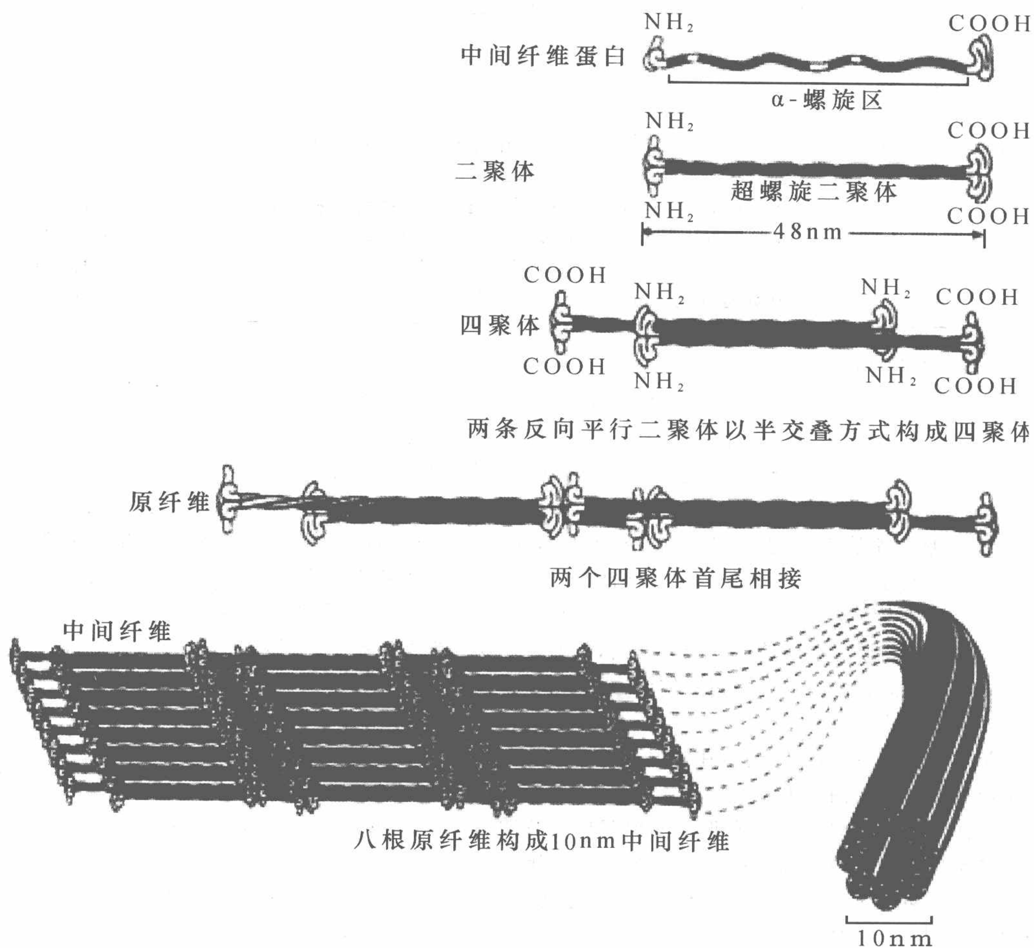


图 3-45　中间纤维的组成

2. 中间丝的功能　中间丝与微管、微丝一起形成一个完整的骨架体系，对细胞提供机械强度的支持；中间丝外连细胞膜，内通核纤层，在细胞内信息传递过程中可能起重要作用；有的中间纤维构成核纤层，有稳定核膜的作用，等等。

上述三种细胞骨架成分的比较见表 3-1。Potor 于 1976 年采用高压电镜观察固定细胞时发现，在细胞质中还存在着一些直径为 2～3nm 左右的纤维相互连接而形成的细密的立体网络，称为微梁系统。微梁系统可能与微管、微丝和中间丝共同参与维持细胞形态和细胞内运输等生理功能。

表 3-1　微管、微丝和中间纤维的主要特性比较

比较项目	微　管	微　丝	中间纤维
蛋白质组成	球状微管蛋白异二聚体	球状肌动蛋白	6 类中间纤维蛋白
物种及组织细胞特异性	无	无	有
相对分子质量	50000	43000	40000～200000
细胞内分布	靠近细胞核	细胞质膜内侧	整个细胞
纤维直径(nm)	24	7	10
纤维结构特点	13 根原纤维组成空心管状纤维	两条原纤维组成双股螺旋	8 条原纤维组成空心的多级螺旋
极　性	有	有	无
单体蛋白库	有	有	无
特异性的药物	秋水仙素、紫杉醇、长春花碱	细胞松弛素，鬼笔环肽	无
主要功能	动物细胞形态的组织与保持；染色体运动；细胞器的分布与转移；细胞内物质运输的轨道	保持动物细胞的形态；肌肉收缩；变形运动；胞质环流；细胞爬行；细胞质分裂	支持结构；保持动物细胞的形态；形成核纤层和核骨架；提高神经细胞轴突的强度；保持肌纤维的稳定

附：植物细胞的后含物

植物细胞质通常还含有后含物，是植物细胞原生质体代谢过程中的产物，包括贮藏性营养物质、代谢废物和次生代谢产物，它们可以在细胞生活的不同时期产生和消失。后含物的种类很多，主要有淀粉、蛋白质、脂类、无机晶体，以及单宁、生物碱和色素等多种植物次生物质。

1. 淀粉　淀粉是植物细胞中最普遍的贮存物质，常呈颗粒状，在一些贮藏器官的细胞中尤其多，如稻、麦、玉米等的胚乳细胞中，红薯、马铃薯、芋头等的细胞中都含有大量的淀粉。光合作用产生的糖类可以在叶绿体基质中先合成淀粉，再转化成可溶性糖类如蔗糖运输到贮藏细胞中，在造粉体中再合成淀粉并形成具有一定形态和大小的淀粉粒以备贮藏。不同种类植物的淀粉粒的大小和形态各有不同。

2. 蛋白质　与原生质体的活性蛋白不同，作为后含物的蛋白质是一种贮藏性蛋白质，无活性、较稳定；常以不定形或结晶状态存在于造蛋白体内，或存在于小液泡中。在种子成熟过程中，含有贮藏蛋白的小液泡失水而成了糊粉粒。

3. 脂类　作为后含物的脂类，在常温下呈固态的称为脂肪，呈液态的称为油。脂类或呈小滴、小球散布于细胞质基质内或造油体中。

4. 晶体　晶体的成分属于无机盐，最常见的是草酸钙晶体，有些植物含有碳酸钙或二氧化硅晶体，它们一般都属于代谢废弃物，形成晶体后便避免了对细胞的毒害。

5. 次生代谢物质　次生代谢物质是植物体细胞内合成的、在细胞基础代谢活动中似乎没有明显作用的一类化合物，但这类物质对植物往往具有重要的生态学意义，如阻止其他生物侵害、吸引传粉动物等。

单宁是一类无毒、不含氮的水溶性酚类化合物，有一定的颜色，具涩味，多见于未成熟的果实中，有防腐、保护、使蛋白质变性等作用；也是工业的重要原料，可用于制革、防腐和印染等用途。

生物碱是一类含氮的碱性有机物，如咖啡、茶叶中的咖啡碱、烟草中的烟碱等，具有重要的生态学意义。

花青素通常溶解在细胞液中，与某些植物的花瓣和果实呈色，以及某些植物的茎、叶呈现红色有密切关系。花青素在酸性溶液中呈红色，中性溶液中呈紫色，碱性溶液中呈蓝色。开花过程中花色的变化正是花青素对细胞液不同 pH 的反应。

第三节　细胞核

一切真核细胞都有完整的细胞核。哺乳动物成熟红细胞、筛管细胞等没有细胞核，但它们最初是有核的，后来在分化过程中消失了。

一、细胞核的结构

细胞核大多呈球形或卵圆形，但随物种和细胞类型不同而有很大变化。细胞核与细胞质在体积之间通常存在一个大致的比例，约 1∶10；细胞核体积的大小是由细胞核所含有的 DNA 和细胞生理状态决定的。一般来说，细胞核在每一个细胞中只有一个，但有些特殊的细胞含有多个，如脊椎动物的骨骼肌细胞中含有几十甚至几百个不等。尽管细胞核的形状有多种多样，但是它的基本结构却大致相同，即主要是由核被膜、染色质、核仁、核骨架及液态的核质构成(图 3-46)。

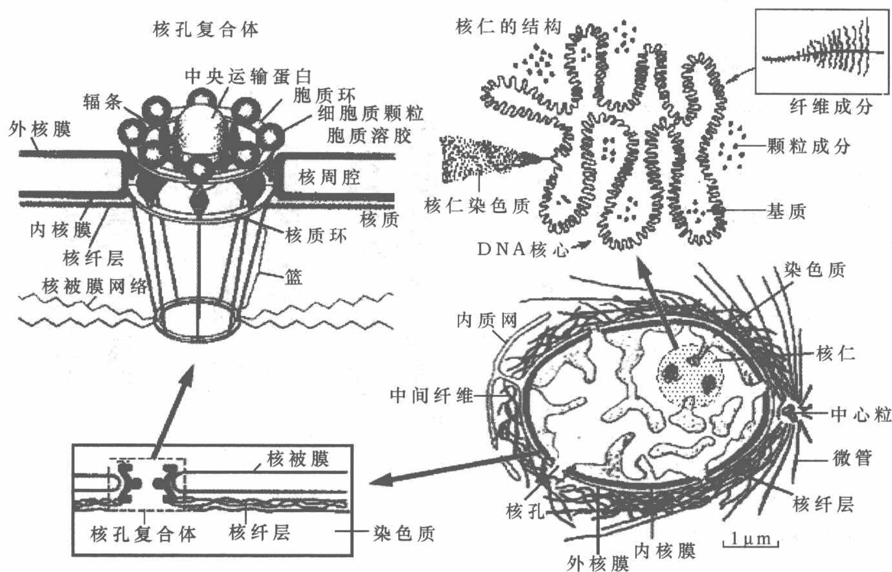


图 3-46　细胞核结构模式图

(一)核被膜

1. 核被膜的结构　核被膜(包括核孔复合体)是真核细胞中普遍存在的结构，也是真核细胞特有的结构，它由外膜、内膜、核周腔、核孔复合物和核纤层等五个部分组成。

内、外核膜是呈扁平的囊结构，两膜之间有 20～40nm 的核周腔，与粗面内质网的腔相通。外核膜与粗面内质网相连并附有核糖体，因此可以看做是内质网特化区域；细胞质骨架成分常常与核外膜相连，起着固定细胞核并维持细胞核适当形态的作用。内核膜上有特异蛋白为核纤层提供结合位点。

核被膜的某些部位两层膜融合形成核膜孔，即为核孔。核孔由 RNA 和蛋白质组成的丝状网架结构封在其上，这种丝状的网架结构可以从核膜上分离下来，被称为核孔复合物(NPC)。核孔的直径为 80～120nm。在每个核上的数量有几千个不等，一般来说，合成功能旺盛的细胞，其核膜上的核孔数量就多。核孔兼具被动扩散和主动运输的功能(图3-47)。

核纤层是紧贴在内核膜内侧的一层纤维蛋白片层或纤维网络。核纤层由核纤层蛋白组成。核纤层蛋白是中间纤维的一种类型。在细胞分化过程中，各种核纤层蛋白都是基因选择性表达产生的；在细胞分裂过程中，由于核纤层的解聚和重装配，使核膜发生消失和重显。核纤层既与细胞质骨架、核骨架连成一体，也与核被膜、染色质与核孔复合体在结构上有密切关系。一般认为核纤层为核被膜和染色质提供了结构支架，使核被膜稳定，使染色质有所依附。

2. 核被膜的功能

(1)核被膜的出现使基因表达程序具有严格的阶段性和区域性。遗传物质的复制与转录均在核中进行，而蛋白质的合成必须在细胞质中的核糖体上完成。

(2)核被膜控制着核、质之间物质和信息的交流。尤其是核孔复合体起到了重要作用。

(3)核被膜有保护性的屏障作用。这样能使核内的DNA等重要物质处于一特定的、稳定的微环境中。

(4)核被膜为染色质的定位和酶分子提供了支架。染色质通过核纤层同核被膜相连，使之多而不乱，保证了有序性。另外，核内的一些酶是以膜蛋白的形式存在的，这就有利于核内生化反应的区域化。

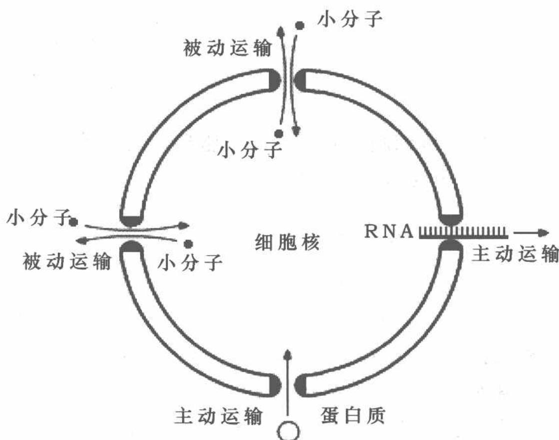


图 3-47　核孔的运输方式

（二）染色质和染色体

1. 染色体(质)的形态、成分和结构

(1)形态　染色质是细胞核中易被苏木精等碱性染料染成深色的物质，呈极细的串珠状长丝，并交织呈网，存在于细胞分裂间期。在细胞处于分裂时，细长的染色质高度凝集并螺旋化，缩短变粗，形成光学显微镜下可见(当细胞染过色时)的染色体(图3-48)。特别是在分裂中期或后期，染色体高度折叠，显得最清楚。用较低浓度的秋水仙素处理细胞，使纺锤体保持稳定而不解聚，染色体就停留在中期阶段，此时在光镜下观察染色体的形态、计算染色体的数目，最为适宜。

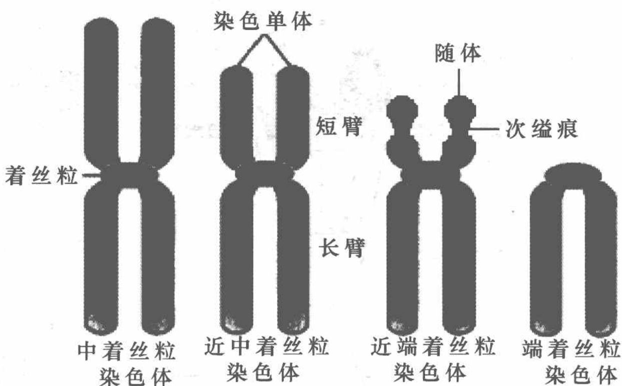


图 3-48　染色体(已复制的)的类型和形态
(示臂、主缢痕、次缢痕、随体)

有极少数生物的体细胞在间期也以染色体的形态存在，譬如果蝇幼虫的唾液腺细胞间期就存在巨型染色体，甲藻在整个细胞周期中都存在染色体。

在细胞分裂中期的染色体上，比较细的区域称为缢痕。每一个正常染色体都存在一个最显著的缢痕，叫主缢痕。DNA在主缢痕处有一段特殊的脱氧核糖核苷酸序列(几千个首尾串联的卫星DNA序列)，称为着丝粒。着丝粒是DNA复制最迟的片段，只有到了有丝分裂中期或减数第二次分裂中期才完成复制。着丝粒在DNA复制后将两个姐妹染色单体结合在一起，并为动粒装配提供结合位点。除了着丝粒处的主缢痕外，其他的缢痕均称为次缢痕，该处的部分DNA发生松解而细。有的染色体的次缢痕是核仁组织区(NOR)所在部位。一个细胞的细胞核至少有一个或一对染色体有次缢痕。因此，染色质和染色体是相同的物质在细胞周期中的不同时期存在的两种不同构型的结构。

(2)成分　染色质(体)的主要成分是DNA和蛋白质，还有少量的RNA。1个没有染色单体的染色体只含有1个DNA分子。每一种生物的细胞核中DNA和组蛋白数目是恒定的，染色体的数目也是恒定的。如水稻体细胞核中所含的DNA都是24个分子，人的体细胞核中所含的DNA都是46个分子。

染色质中的蛋白质分为组蛋白和非组蛋白两大类。组蛋白富含赖氨酸和精氨酸，两者都是碱性氨基酸，所以组蛋白是碱性的，能和带负电荷(磷酸基团)的DNA进行非特异性结合。组蛋白分为5种类型，它们的功能各不相同，但在进化上都很保守。

非组蛋白与DNA的特定序列有特异性的结合，并且所识别的DNA序列在进化上是保守的；非组蛋白的种类很多，同一个体的不同细胞所含的非组蛋白在数量和种类上都有差异。非组蛋白有多种功能，一些有关DNA复制和转录的酶，如DNA聚合酶和RNA聚合酶都属于非组蛋白；非组蛋白还参与染色体的构

建，启动DNA的复制和调控基因的表达。

(3)染色质绳珠模型 将细胞核用实验手段涨破，使其中染色质流出，铺开，在电子显微镜下可看到染色质成串珠状的细丝(图3-49)。小珠称为核小体。核小体的核心部分由8个或4对组蛋白分子所构成(H_2A、H_2B、H_3和H_4各2个)，DNA分子链缠绕在核小体核心的外周。各核小体由同一DNA分子连接起来，连接核小体的部分称为连接DNA。一个核小体上的DNA加上一段连接DNA共有200个碱基对，构成染色质丝的一个单位。连接DNA上也有组蛋白，即H_1组蛋白，它的功能可能是促进各核小体的聚拢。

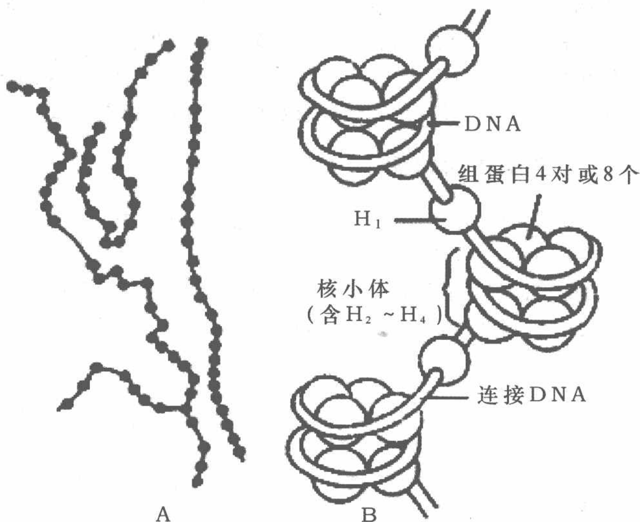


图3-49 核小体和DNA链

A. 电镜下鸡红细胞中的核小体模式图；B. 核小体模式图

2. 染色质的类型 在核中的染色质，其形态是不均匀的。根据其形态及染色特征可分为常染色质和异染色质。间期中的同一染色质既有常染色质区段，也有异染色质区段。但有的染色体是由单一的异染色质组成的。

(1)常染色质 常染色质折叠疏松、凝缩程度低，处于伸展状态，碱性染料染色时着色浅。具有转录活性的染色质一般为常染色质，其DNA多为单一序列。

(2)异染色质 异染色质折叠压缩程度高，处于凝集状态，经碱性染料染色着色深；其DNA中重复序列多，复制较常染色质晚，具有明显的遗传惰性，不能让基因裸露出来进行转录。如间期细胞着丝粒区、端粒、次缢痕、染色体臂的某些节段部分的重复序列和巴氏小体均不能表达，但有保护着丝粒、控制同源染色体配对等特殊作用。其中，某些类型的细胞或某些细胞发育到一定阶段，其中的部分常染色质会转变为异染色体，称为兼性异染色质。这种常染色质的异染色质化是实现基因选择性表达和细胞分化的重要途径之一。另一部分异染色质除复制期外，在各种细胞的整个细胞周期中均处于集缩状态，故称为结构异染色质，如着丝粒区、端粒区、次缢痕和巴氏小体等。

同一个体的不同组织细胞，其常、异染色质的组成可能是不一样的。

(三)核仁

各种生物的核仁数目一般是固定的。如非洲爪蛙有2个核仁，人细胞只有一个核仁。但是，核仁的大小、形状和数目随生物的种类、细胞类型及细胞代谢状态而变化。蛋白质合成旺盛、代谢活跃的细胞，核仁较大；不具蛋白质合成能力的细胞，如肌细胞和休眠的植物细胞的核仁都很小。

1. 成分和结构 核仁是圆形或椭圆形的颗粒状，没有外膜，如图3-46所示。它由rDNA(控制rRNA合成的基因)、rRNA和核糖核蛋白(RNP)三大成分组成。其中，蛋白质约占干重核仁的80%，RNA占10%。RNP是处于不同阶段正在加工的核糖体亚单位的前体颗粒。

有的染色体的次缢痕是核仁组织区(NOR)所在部位。核仁组织区伸出DNA袢环(含有rRNA基因)，可活跃合成18S、5.8S和28S的rRNA，参与核仁的形成。人的核仁组织区位于10个(5对)染色体的次缢痕上，所以新生的核仁共有10个，但很小，很快融合而成一个大核仁。

2. 功能 核仁的功能在于产生核糖体。具体地说，rRNA合成、加工和核糖体亚单位装配都是在核仁中进行的。大、小亚基到达细胞质基质中，再与mRNA共同装配成核糖体。

(四)细胞核骨架

真核细胞核中存在着一个以蛋白质为主要结构成分的网架体系，称为核骨架。狭义讲，核骨架就是指核基质；广义言，核骨架则包括核基质、核纤层、核孔复合物等。

1. 核基质的化学组成和结构 核基质的化学成分比较复杂，主要由蛋白质和少量RNA构成。其蛋白

质包括角蛋白和肌动蛋白。此外在核基质上还附着有结合蛋白，如DNA聚合酶、RNA聚合酶、一些重要的细胞调节蛋白等。从进化趋势上看，核骨架组分由多样性走向单一、特化。

2. 核骨架的功能　核基质为核DNA复制提供了空间支架；核基质在染色体构建过程中，对于DNA超螺旋化的稳定起重要作用；核基因的复制、转录及加工依赖于核骨架。总之，核基质主要起骨架作用，为染色体、核纤层蛋白、DNA复制转录及加工提供附着或支撑点。

二、细胞核的功能

细胞核的主要功能是贮存和传递遗传信息，并通过基因的选择性表达控制整个细胞的一切生命活动。

细胞中的遗传物质DNA主要存在于核中，并且具有物种的特异性（数量上和结构上），通过DNA的复制、细胞分裂保持了细胞乃至亲子代之间遗传的稳定性；通过DNA的转录和翻译，在细胞分裂基础上发生细胞分化，即基因的选择性表达，从而调控细胞的各种代谢活动。

第四节　细胞间的相互作用

多细胞生物有机体中有三种识别系统：抗原与抗体、酶与底物、细胞与细胞（或分子）之间的识别，无论哪种识别都是有专一性的。同种或异种细胞之间既可以通过细胞所产生并释放的介质如激素等信号分子而相互作用，也可以通过细胞与细胞之间的直接接触而相互作用。前者通过细胞间的信号通讯来完成；而后者包括细胞识别和细胞黏着、细胞连接。这些细胞间的相互作用称为细胞通讯。

细胞通讯是指在多细胞生物的机体中，细胞间或细胞内通过高度精确和高效地接收信息的通讯机制，并通过放大引起快速的细胞生理反应，或者引起基因活动，而后发生一系列的细胞生理活动来协调各组织活动，使之成为生命的统一体对多变的外界环境作出综合性反应。多细胞生物是由不同类型的细胞组成的整体，而且是一个开放的整体，这个整体中的单个细胞必须协调它们的行为；为此，细胞建立通讯联络是必需的。如生物体的生长、发育、细胞分化和各种组织器官的形成、组织的维持以及它们各种生理活动的协调，都需要有高度精确、高效的细胞间通讯机制。即便是单细胞生物，也都必须对它们的周围环境有所知晓，并能迅速作出反应。如摄取营养、区分明暗、检测和避免毒物的伤害等，这些行为也都需要通过信号传导来实现。细胞通讯的方式有三种：①通过信号分子；②通过细胞识别和黏着；③通过细胞连接，动物细胞通过间隙连结，植物细胞通过胞间连丝。细胞通讯多数通过信号分子完成，后两者是要通过细胞与细胞之间直接接触的信号传导。

一、细胞间的信号通讯

（一）细胞间信号通讯的基本过程

与人类的通讯技术类似，细胞通讯的基本过程是：信号发射细胞发出信号（如垂体细胞产生并分泌促甲状腺激素）→信号接收细胞（耙细胞）探测信号（如众多体细胞的质膜受体与促甲状腺激素进行试探性结合）→耙细胞识别（只有甲状腺细胞的质膜受体能与促甲状腺激素结合）→耙细胞作出应答（甲状腺细胞大量合成并分泌甲状腺激素）→信号消除（降解促甲状腺激素）。

细胞通讯的基本过程可归纳为信号的传导和转导。前者包括信号分子的合成、分泌与传递，后者包括信号分子的识别、信号的转移和转换。其中，信号的转移是指信号分子（属于水溶性的）与耙细胞质膜上的特异性受体结合，而使质膜内侧产生对应的第二信号分子；或者是信号分子（属于脂溶性小分子）直接跨膜进入胞内与胞内受体结合形成“信号分子一胞内受体”。信号转换是指“信号分子一胞内受体”或“第二信号分子”引起胞内发生一系列级联反应的过程。

（二）信号分子及信号传导

1. 信号分子及其类型　信号分子主要有激素、神经递质、生长因子、淋巴因子等类型，它们的唯一作用是与细胞受体结合并传递信息。这些分子中有蛋白质、多肽、氨基酸及其衍生物、核苷酸、胆固醇、脂肪酸衍生物以及可溶于水的气体分子等。概括起来大致分为三大类型：激素、局部介质、神经递质。

信号分子本身并不直接作为信息，它的基本功能是与特异性的受体结合，而后由分子结构发生了相应

变化的受体去引发一系列的级联反应。

2. 信号的传导方式

(1)激素 激素被分泌进入细胞内环境后，由血液运送到体内各个部位，作用于耙细胞。激素分子与其受体是特异性结合的。通过激素传递信息是一种最广泛、最远距离、覆盖整个生物机体的信号传导方式。动物激素可分为蛋白质和肽类、类固醇、氨基酸衍生物等三种类型。

蛋白质和肽类激素是脊椎动物中种类最多的，占 80%左右，通常只与细胞质膜上的受体结合。类固醇激素是在光面内质网上利用胆固醇通过酶促反应合成的，不溶于水，在血液中只能以与蛋白质结合的形式而被运送到耙细胞，并过膜进入胞内，与胞内受体结合。氨基酸衍生物主要是由酪氨酸衍生而来的小分子激素，肾上腺素和它的衍生物作用于胞膜上的受体，而甲状腺激素则穿过胞膜与胞内受体结合。

(2)局部介质 又称旁泌素，是由各种不同类型的细胞合成并分泌到细胞外液中的信号分子，它只作用于周围的细胞甚至分泌细胞本身，通讯距离很短，只有几毫米。如组织胺、前列腺素、生长因子和淋巴因子、NO 等。

(3)神经递质 神经递质是从神经末梢突触前膜分泌出来的小分子物质，如乙酰胆碱、γ-氨基丁酸、肾上腺素和去甲肾上腺素等，它们通过突触间隙作用于突触后膜上的受体。

(三)受体与信号接收

受体是指任何能够与激素、神经递质、药物或细胞内信号分子结合，并能引起细胞发生一系列化学反应的一类生物大分子。

1. 受体的存在部位 有的存在于细胞膜表面，有的存在于细胞内(图 3-50)。

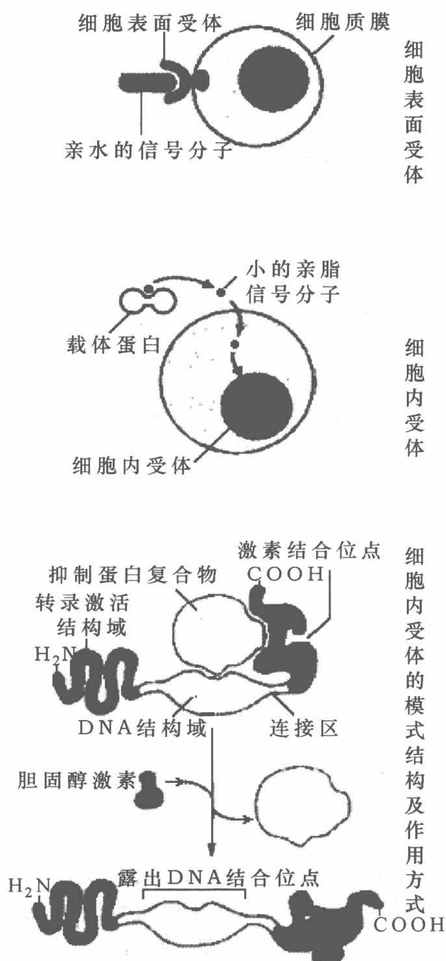


图 3-50 受体存在部位及胞内受体结构

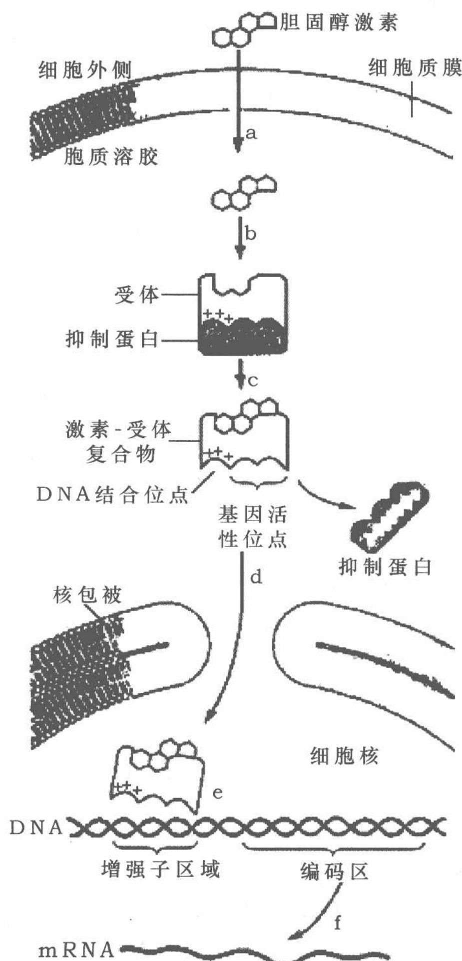


图 3-51 糖皮质激素受体激活

(1)细胞表面受体　细胞表面受体多为膜上的功能性糖蛋白,也有的是糖脂,也有的是糖脂和糖蛋白的复合物,它们多与蛋白质和多肽类的信号分子结合。这些受体有的兼有离子通道的作用,称为离子通道耦联受体,如乙酰胆碱受体;有的与信号分子结合后能激活相邻的G蛋白,称为G蛋白耦联受体,激素的受体属于这类;有的被信号分子激活后兼有酶的作用,称为酶联受体,这类受体介导的信号与细胞生长、分裂、分化和生存有关。被激活的G蛋白又可激活或抑制一种产生特异第二信使的酶或离子通道,引起膜电位的变化。

(2)细胞内受体　细胞内受体主要位于细胞核中,少数位于胞质溶胶中,后者一定要与信号分子结合后才能进入核内。胞内受体识别与结合的信号分子是脂溶性小分子。胞内受体的基本结构很相似,通常有2个结构域和2个结合位点,如图3-51所示。在没有与信号分子结合时,由抑制蛋白抑制了受体与DNA的结合;若是有相应的信号分子,则释放出抑制蛋白,同时形成"受体一信号分子"复合物,起促进转录的作用。

2. 信号转导与第二信使

(1)信号转导途径和第二信使　亲水信号分子(又称为第一信使)与细胞表面的受体结合,使胞内产生相应的另一种信号分子(称为第二信使)的过程称为信号的转导。

第二信使都是小分子或离子,最重要的有:cAMP、cGMP、二酰甘油、肌醇三磷酸、Ca^{2+}等。第二信使只能在胞内起作用,其浓度受第一信使调节,它可以瞬间升高,且能快速降低,并由此调节细胞内代谢系统的酶活性,精确控制细胞的生命活动。

(2)细胞应答和信号级联放大　信号分子作用于细胞受体后所引起细胞的一系列变化,称为细胞应答。细胞应答的过程实际上是一个信号级联放大的过程,如图3-52所示。

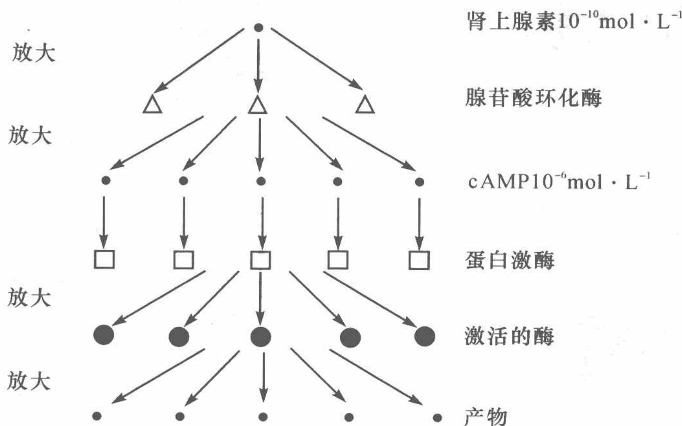


图3-52　肾上腺素在细胞内的级联放大作用

二、细胞识别与黏着

细胞识别指细胞对同种或异种细胞、同源或异源细胞以及对自己和异己分子的认识和鉴别。细胞黏着则是指相邻细胞或细胞与细胞外基质以某种方式黏合在一起,组成组织或与其他组织分开。识别是黏着的前提和基础。正因为有细胞间的识别和黏着,才有精卵细胞的结合与受精,在胚胎发育过程中才有组织的形成和器官的产生。

细胞间识别是通过细胞表面的糖被分子起作用,而细胞间的黏着则是由特异性糖蛋白完成,因此糖蛋白又称为黏着蛋白。有人实验,用相关的抗体与细胞外表面的糖蛋白结合,细胞间就会失去相互黏着的能力。

细胞识别引起的细胞反应,大致可分为3种类型:内吞、细胞黏着和信号反应。如衰老红细胞被脾脏细胞识别,而后引起吞噬反应。细胞间先识别而后发生黏着反应,并进一步发展为更牢固的黏着—细胞连接。如效应T细胞能与已被病毒感染的靶细胞接触,使靶细胞通过一系列生化反应而裂解,因而实现信号传导。

三、细胞连接

在细胞紧密靠拢的组织，如上皮组织中，细胞膜在相邻细胞之间分化而成特定的连接，即细胞连接。脊椎动物的细胞连接主要有 3 种类型(图 3-53)，即桥粒、紧密连接和间隙连接。

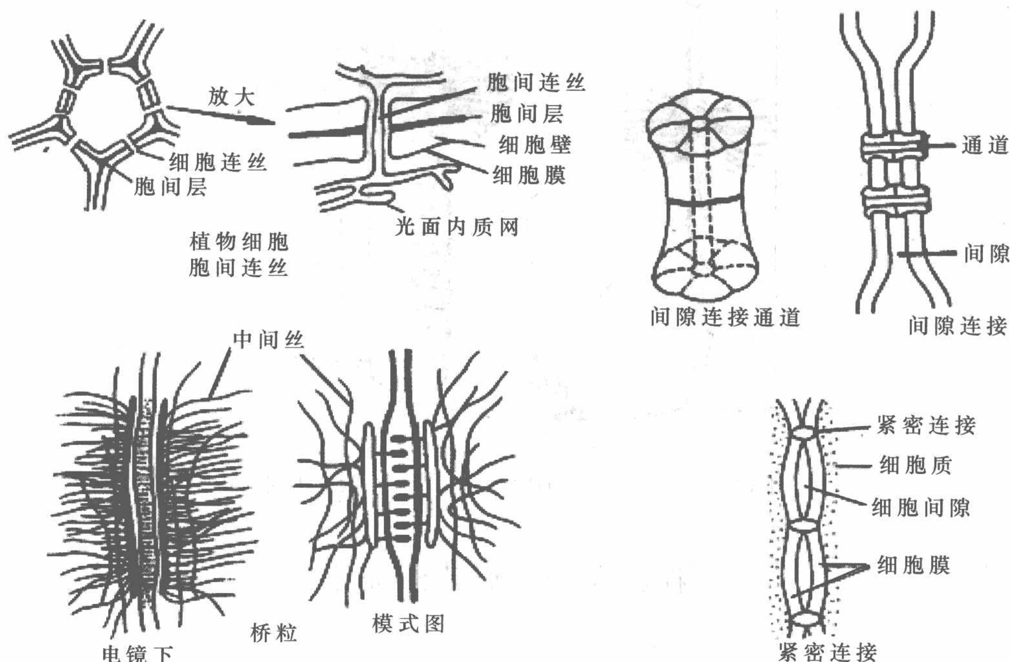


图 3-53　细胞连接的类型

(一)桥粒

上皮细胞，特别是皮肤、子宫颈等处上皮细胞之间有一种非常牢固的连接，在电镜下成纽扣状的斑块结构，即是桥粒，又称锚定连接。桥粒与胞质溶胶中的中间纤维相连，使相邻细胞的细胞骨架间接地连成骨架网。所以桥粒的功能纯粹是机械性的，很像工业上的铆钉或焊接点。

(二)紧密连接

两个相邻细胞之间细胞膜紧密靠拢，两膜之间靠排列成链索条状的许多跨膜蛋白分子牢固结合，不留空隙，使胞外物质不能通过，这种坚固的结构即是紧密连接。在上皮组织中，紧密连接环绕各个细胞一周成腰带状。在这一腰带区中各紧密连接组合成网，完全封闭了细胞之间的通道，使细胞层成为一个完整的膜系统，从而防止了物质从细胞之间通过。例如，脑血管的内壁就有这样的屏障，血液中的物质只能通过细胞膜而不能从细胞间隙直接进入脑中；肠壁上皮细胞间也有紧密连接(图 3-54)，确保了选择性吸收。

(三)间隙连接

间隙连接又称通讯连接，是最多的一种细胞连接方式：两相邻细胞膜之间，各通过 6 个跨膜蛋白围成的结构(图 3-53)，这种结构为两细胞间提供了通道，其宽度不过 2～4nm。贯穿于间隙之间有一系列通道，使两细胞的细胞质相通。这些通道的宽度只有 5nm 左右，所以，能够通过的物质主要是离子和相对分子质量不大于 1000 的小分子物质，如蔗糖以及 AMP、ADP、ATP、cAMP 等。cAMP 是多种激素信息的传递分子(第二信使)，极少量激素能引起大片细胞发生反应，显然是和 cAMP 的迅速传播密切相关的。

有些细胞之间同时存在以上三种细胞连接方式，如消化道上皮(图 3-54)。

(四)胞间连丝

这是植物相邻细胞之间的一种沟通管道，使一棵植物体的各细胞原生质能共同构成相互连通的共质体，而细胞壁相互连为一体共同构成质外体。

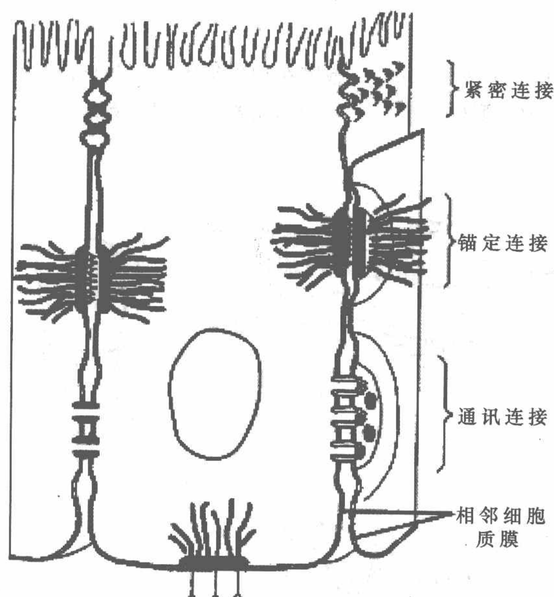


图 3-54 动物细胞三种连接类型(图为小肠上皮细胞)

第五节 细胞结构综述

一、细胞的基本共性

1. 外有结构相同的具有选择透过性的细胞膜；
2. 都含有 DNA 和 RNA,且以 DNA 为遗传物质；
3. 至少含有 100 种酶；
4. 都含有核糖体；
5. 都以一分为二的方式进行分裂,遗传物质在间期复制后精确平均分配到两个子细胞中；
6. 细胞都能进行新陈代谢；
7. 细胞内物质的运动,有的细胞还能整体运动。

二、真核细胞基本结构体系

真核细胞是以生物膜(细胞膜及其细胞内部各种膜结构的总称)的进一步分化为基础,使细胞内部构建成许多更为精细的具有专门功能的结构单位。真核细胞虽然结构复杂,但是可以在亚显微结构水平上分为三大基本结构体系：

(一)生物膜系统

1. 在组成成分和结构上与细胞膜基本相同　其区别只有:①细胞膜外表面有膜糖和糖萼,外核膜外表面也有少量,而其他生物膜一般没有这一结构;如果其他生物膜有少量的膜糖和糖萼也一定是位于膜的内表面。②脂质和蛋白质的各种成分在不同的细胞和不同的生物膜中比例不同。

2. 构成各种细胞器的膜的功能有一定的共性　即保证物质的交换与跨膜运输,信息与能量的传递和化学反应的进行。生物膜为生命的化学反应提供了表面,绝大多数酶定位在膜上,因而绝大部分生化反应在膜的表面进行。

内质网、高尔基体、溶酶体、液泡和核被膜,由于它们的膜是相互流动的和转化的,功能也是相互协同的,在细胞内形成一个内膜系统。内质网上合成的蛋白质、脂类物质,进入高尔基体内加工、修饰、包装,再

运输到胞内某一特定位置或者胞外(图 3-55)。高度有序的代谢流程维持了细胞内环境相对稳定。生物膜的最主要功能是:参与能量转换、物质运输和信息识别与传递。

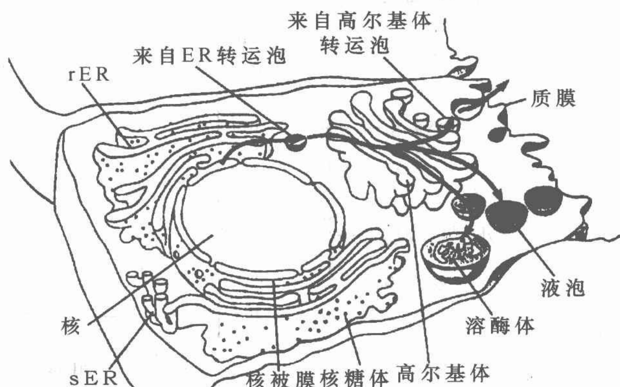


图 3-55　细胞内膜系统模式图

(二)遗传信息表达结构系统

该系统由染色质(体)、核仁和核糖体构成。

1. 染色质主要由 DNA 和蛋白质构成,DNA 复制与 RNA 转录都在染色质上进行。DNA 和组蛋白构成核小体,然后由核小体盘绕、折叠成螺旋化程度不同的异染色质和常染色质,在细胞分裂阶段又进一步包装而形成染色体。

2. 核仁主要是由 RNA-蛋白质与 DNA-蛋白质组成,其主要功能是 rRNA 的转录与核糖体亚单位的装配。

3. 核糖体的功能是将氨基酸根据 mRNA 的指令按一定序列合成肽链。

(三)细胞骨架系统

该系统是由一系列特异的结构蛋白装配而成的网架系统,细胞骨架对细胞形态与内部结构的合理排布起支架作用,细胞内大分子的运输,细胞的运动与细胞器的位移,细胞信息的传递、基因表达、蛋白合成,细胞的分裂与分化等重要的生命活动都与细胞骨架关系密切。细胞骨架体系在细胞结构和生命活动中具有全方位的意义。

细胞骨架包括细胞膜骨架、细胞质骨架和细胞核骨架,实际上它们又是相互联系的。

三、细胞大小及其分析

生物界的细胞大小,从表 3-2 和图 3-56 得到比较。图表中的五类细胞或结构的直径大小大约是以 10 倍递进的,当然也有很多例外。如鸵鸟卵细胞直径有 5cm 左右。

分析高等动、植物细胞的大小,可以发现这样的规律:不论其种的差异有多大,同一器官和组织的细胞,其大小更倾向于在一个恒定的范围之内。大象与小鼠相应器官和组织的细胞,其大小都无明显差异,就是性细胞的大小也无明显的差异。又如所有哺乳动物的肾细胞、肝细胞或其他细胞,在人、牛、马、象与小鼠的相应细胞的大小几乎相同,其器官的大小决定于细胞的数量。这种现象有人称之为“细胞体积的守恒定律”。我们认为细胞体积的守恒规律可以与细胞是生命活动基本单位的概念联系起来理解。

表 3-2　各类细胞直径的比较

细　胞　类　型	直径大小(μm)
最小的病毒	0.02
支原体细胞	0.1～0.3
细菌细胞	1～2
动植物细胞	20～30(10～50)
原生动物细胞	数百至数千

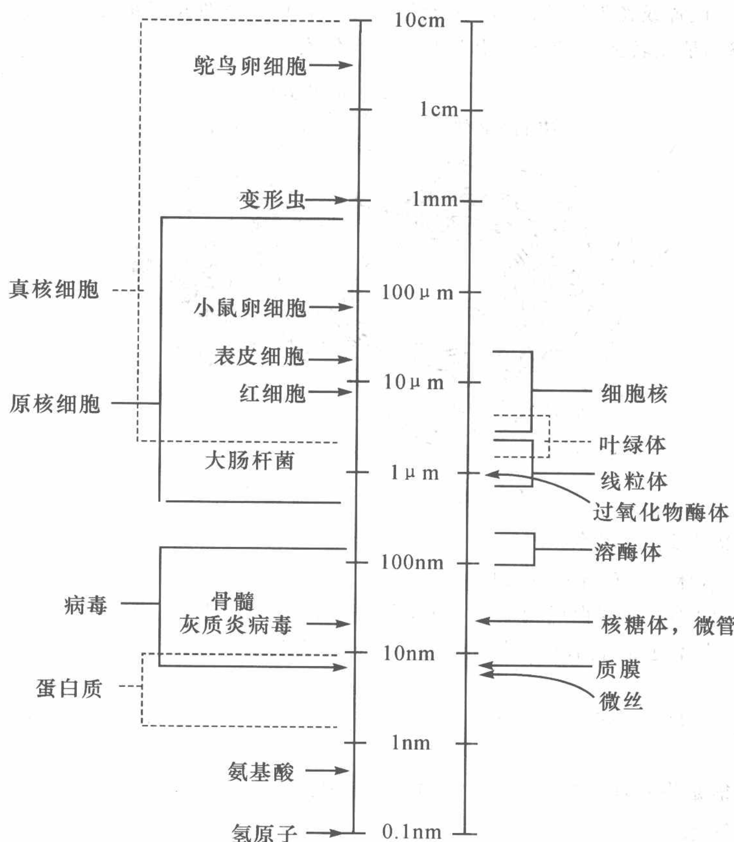


图 3-56　典型的原核细胞、真核细胞、细胞器、病毒和分子的大小

（一）细胞体积最小的极限

1. 一个细胞生存与增殖必须具备的结构装置和机能是：细胞膜、遗传信息载体 DNA 和 RNA、一定数量的核糖体以及催化主要酶促反应所需要的酶。

2. 从保证一个细胞生命活动运转所必需的条件看，有人估计完成细胞功能至少需要 100 种酶。100 种酶所进行的酶促反应所必需占有的空间直径约为 50nm，加上核糖体（每个直径约 10～20nm）、细胞膜和核酸等，可推算出一个细胞体积的最小极限直径不可能小于 100nm。所以认为，支原体是最小的细胞生物。

（二）细胞体积最大的极限

1. 细胞的体积与相对表面积成反比关系。细胞体积越大，其相对表面积就越小，细胞与周围环境交换物质的能力就越小。有些细胞为了增加表面积就形成很多的细胞突起。

2. 不论细胞体积大小差别有多大，但各种细胞核的大小悬殊却不大。我们知道，每一种生物的细胞核所含的遗传信息量是有一定限度的，控制细胞质的活动也是有限度的，因此一个核能控制细胞质的量也必有一定限度，细胞质的体积不能无限增大。在体积较大的原生动物细胞中出现大小核的分工，以及动物细胞的多核现象有可能与缓冲核质比例有关。

3. 细胞内物质的交流运输与细胞体积的关系。细胞内的物质从一端向另一端运输或扩散是有时间与空间关系的，假如细胞的体积很大，势必影响物质传递与交流的速度，细胞内部的生命活动就不能灵敏地调控与缓冲。有一些原生动物细胞的伸缩泡等可能起着细胞内环境的调节作用。

由于上述三种原因，细胞作为生命活动的基本单位，其体积必然要适应其代谢活动的要求，应有一定的限度。因此，数百微米直径的细胞应被认为是上限了。卵细胞尤其是卵生动物的卵细胞不受此限制，其原因是早期胚胎发育甚至整个胚胎发育是受储存在卵细胞质内的 mRNA 与功能蛋白调控的，并利用预先储存在卵细胞内的养料，因此在细胞质内储存了大量 mRNA、蛋白质与养料，这样卵细胞与周围环境交换物

质很少，主要只进行气体交换。

四、细胞形态结构与功能的关系

细胞的形态结构与功能的相关性与一致性是很多细胞的共同特点，在分化程度较高的细胞更为明显。

如动物的各类分泌细胞，虽然分泌物的性质不同，但其形态结构却有共同性。例如，分泌蛋白质的各种腺细胞，其形态与结构必然有如下的特点：细胞一定呈极性，一端是近侧端，为吸收表面，与基膜连接；另一端是游离端，是分泌表面。吸收表面的细胞膜必然形成大量皱褶，并在折叠膜内排列有大量的线粒体。游离端往往形成很多微绒毛，增加表面积，以提高分泌效率。细胞质内的内质网与高尔基体必然很发达，因为要保证蛋白质高速度的合成与加工，供能的细胞器——线粒体的数量必然较多，而且分布在内质网附近。核仁的体积一般较大，因为要保证生产足够的核糖体。

五、植物细胞与动物细胞的比较

构成动植物机体的细胞均有基本相同的结构体系与功能体系。很多重要的细胞器和细胞结构，如细胞膜、核膜、染色质、核仁、高尔基体、内质网和核糖体、微管、微丝等等，在不同细胞中不仅其形态结构与成分相同，功能也一样。

植物细胞有一些动物细胞所没有的特有细胞结构和细胞器：细胞壁、液泡和质体。植物细胞在有丝分裂以后，普遍有一个体积增大与成熟的过程，这一点比动物细胞表现明显。而动物细胞中的中心体却是植物细胞内不常见到的。

第四章　细胞代谢

在第一章我们讨论了组成细胞和生物体的水、无机盐、糖类、脂类、蛋白质、核酸、酶和维生素等，然而这些物质并不是静止和孤立的，而是无时无刻在发生着变化和联系。细胞与外界进行物质和能量交换，以及细胞内所有有序化学反应的总和就称为细胞代谢。

第一节　细胞代谢概述

细胞代谢的功能可概括为以下五个方面：①从周围环境中获得营养物质。②将外界引入的营养物质转变为自身需要的基本单位，如氨基酸、核苷酸等等。③将基本单位装配成自身的大分子，如蛋白质、核酸等等。④形成或分解生物体特殊功能所需的生物分子。⑤提供生命活动所需的一切能量。

一、分解代谢和合成代谢

分解代谢和合成代谢是细胞代谢的两个重要方面。不论是从外界获取的，还是自身贮存的有机物质，通过一系列反应步骤转变为较小的、较简单的物质，同时释放能量的过程称为分解代谢，又称异化作用。合成代谢又称生物合成或同化作用，是生物体利用小分子或大分子的基本单位合成自身大分子，同时贮存能量的过程。合成代谢是分解代谢的前提和基础，分解代谢为合成代谢提供动力。

应该指出，同一种物质的分解代谢和合成代谢，其途径一般是不完全可逆的。因为分解代谢和合成代谢的每一步化学反应，有的是可逆的，而有的是不可逆的（酶不同），甚至连发生的场所也不相同。如 ATP 的合成反应大多是发生在线粒体内膜上，而 ATP 的水解反应大多是发生在线粒体之外的。

虽然分解代谢和合成代谢基本上采用不同的途径，但有许多代谢环节还是双方可以共同利用的。这种可以共同利用的代谢环节称为两用代谢途径。柠檬酸循环就是两用代谢途径的典型代表。

二、物质代谢和能量代谢

从物质变化和能量变化的角度来看，细胞代谢又可分为物质代谢和能量代谢两个方面。物质代谢就是指细胞对物质的摄取、合成或转化、分解和废物的排出。与此同时也发生着能量代谢，即对能量的获取、贮存、释放、转移和利用的过程。在能量的转移和利用上，ATP 起着关键作用。生物体的一切生命活动所需要的能量主要由 ATP 直接供给。

营养物质氧化释放出的化学能，除了通过合成 ATP 的途径来转移和利用外，还有另外一些途径，就是以氢原子或电子的形式将自由能转移到生物合成的需能反应中。脱氢酶催化物质的脱氢反应，将脱下的氢原子或电子传递给一类特殊的、能接受这种氢原子或电子的 NAD^+（辅酶Ⅰ）或 $NADP^+$（辅酶Ⅱ）、FMN 或 FAD，然后由 NADH 或 NADPH、$FMNH_2$ 或 $FADH_2$ 递氢或递电子，从而实现自由能的转移。

辅酶 A 简写为 CoA，为了体现－SH 的重要作用，CoA 常以“辅酶 A－SH”或“CoA－SH”表示。它在酶促转乙酰基的反应中，起着接受或提供乙酰基的作用。乙酰辅酶 A（$CoA-S\sim CO-CH_3$）中的硫酯键与 ATP 的高能磷酸键相似，都能在水解时释放大量的自由能。乙酰辅酶 A 中的乙酰基是活泼的基团，正如 ATP 分子中的活泼磷酸基团一样。因而辅酶 A 在能量代谢中也有递能的作用。

三、新陈代谢的调节

生物机体的新陈代谢是一个完整统一的体系。机体代谢的协调配合，关键在于它存在有精密的调节机制。代谢的调节使生物机体内的各细胞、组织和器官之间功能上协调统一，以适应外界变化着的复杂环境，从

而得以生存。代谢的调节可概括地划分为三个层次：分子水平的调节、细胞水平的调节和整体水平的调节。

1. 分子水平的调节：①反应物和生成物的调节。主要通过反应物和生成物的浓度进行调节，其基本原理是化学反应平衡原理和电解质的电离平衡原理等。②酶的调节。包括酶活性的调节和酶合成的调节。酶合成的调节包括酶的种类及其数量的调节，这是通过基因表达调控来实现的，其具体过程见第十七章的第四节。当然也有些酶的合成在生物体的每一个细胞中都是会发生的，如各种与有氧呼吸有关的酶。

2. 细胞水平的调节：细胞水平的调节体现在酶在细胞内的集中、隔离及有序的分布，同时也为各种酶的底物提供了有选择性的集中机制和场所。原核细胞由于没有各种复杂的细胞器，所以诸如像与有氧呼吸、磷脂和脂肪酸生物合成有关的各种酶都存在于原核细胞的质膜上。在真核细胞中，由生物膜隔离成多个"室"的空间及膜本身，由微管、微丝、中间丝构成的细胞骨架，都为不同类型的酶的分布或附着提供了特定的空间和支架，从而使各种不同的化学反应既能定位进行、互不干扰，又能相互联系，有序而又高效地进行。例如，呼吸链的各种成分就有序地定位于线粒体的内膜上，而各种酸性的水解酶及大量的 H^+ 都集中于溶酶体中，等等。

3. 个体水平上的调节：多细胞动物通过神经、体液和免疫系统的调节，多细胞植物通过激素的调节，使机体的各细胞、各器官之间在代谢上精确协调，完成整个机体的正常生长、发育和繁殖，并适应环境。

第二节　生命与能

一、有关热力学的一些基本概念

（一）体系的概念、性质和状态

热力学中的体系也叫系统。体系具备一定的范围或边界；含有一定的组分，并且有一个处于"领袖"地位的组分，这些组分各处于特定的空间，功能上相互联系；在"领袖"组分的支配下，组分与组分之间、系统与外界环境之间，可以通过物质、能量和信息的交换，使系统自身成为一个有机的整体，而且能够按照自己特有的规律发展。根据研究对象的不同，体系可以是一个生物圈，一个生物群落，一个种群，一个生物个体，一个器官，也可以是一个细胞。细胞是最基本的生命系统。

根据体系与环境之间的不同关系，可将体系分为三种类型：①开放体系，该体系与环境之间有物质的交换和能量的传递，如各个层次的生命系统都属于开放体系。②封闭体系，该体系与环境之间有能量的传递但没有物质的交换，譬如密闭而又透明的生态球或生态瓶。③隔离体系，该体系与环境之间既没有能量的传递也没有物质的交换。

体系的性质包括压强、体积、温度、组分、比热及表面张力等等。热力学正是用体系的这些性质来描述一个体系所处的状态的。当体系的各种性质确定之后，这个体系也就有了确定的状态。反则反之。热力学把这种性质与状态之间的一一对应关系称为状态函数。

值得注意的是，体系状态的变化只与发生变化的始态和终态有关，而与状态变化的过程无关。

（二）能的两种形式——热与功

能的表现形式多种多样，其中热与功是能的两种主要形式。热与功是一个体系的状态在发生变化时与环境交换能量的两种形式。热是由于温差而产生的能量传递方式。热的传递总是伴随着质点的无序运动。功是体系与环境间另外的一种能量交换方式。例如，体积变化以对抗外界压力，表面积变化以对抗表面张力，对抗外电场的电功、机械功等等都是做功。任何一种功都伴随着体系质点的定向移动，这是一种有序的运动。

（三）内能和自由能的概念

内能是体系内部质点能量的总和，内能（用 U 或 E 表示）是体系状态的函数。内能本质上是由质点的平动能、转动能、振动能、电子能、电子与核的相对静止质量能及质点间相互作用的势能等等所形成的。可见，内能的绝对值是无法度量的，但在体系状态发生变化时内能的改变量可以测量的。

自由能就是指体系中物质在恒温恒压下可用于对外做功的能量。生物体用以做功的能量正是体内化

学反应释放出的自由能,生物氧化释放出的能量就是有机体可利用的自由能。一摩尔某物质所具有的自由能则为该物质的化学势,其度量单位是 J/mol。因此,化学势是一种对某一物质能够用于做功的能量的度量,也是指体系中组分发生化学反应的本领或在体系间转移的潜在能力。

(四)热力学第一、第二定律

热力学是研究所有物体中能量转化规律的科学。热就是分子的随机运动,是无序性的一种形式。

1. 热力学第一定律　又称能量守恒定律,一个体系及其周围环境的总能量是一个常数,虽然能的形式可以转变,但总能量不变。

2. 热力学第二定律　针对不同的方面,有不同的表达方式:

(1)热的传导只能由高温物体传至低温物体。

(2)一个没有外界供给物质和能量的隔离体系中的各种自发过程总是朝着熵值增大的方向进行的。

(3)在隔离体系中,一个过程只有当其体系和周围环境的熵值总和增加时才能自发进行。一个体系中的有序性要增加,必须以该体系所处环境的无序性增加为代价;并且,环境无序性增加的幅度高于体系中有序性增加的幅度。

(4)任何能量的转变都一定会导致宇宙的有序性降低而无序性增加;也就是说,任何形式的能的相互转变都一定会伴有热的产生,能量的转变效率不可能达到100%。

(五)生物体的熵值变化

熵是体系的状态函数,是体系中质点散乱无序的程度,也是体系中能量分散的程度。一个隔离体系随着自发过程的进行,总是朝着无序性增大和有序性减少的方向发展,或者说能量从高温(能量集中)向低温(能量分散)的方向传递。生物体的熵值变化主要有以下两个特点:

1. 外界不提供物质和能量的孤立生物体,其自发过程遵循热力学第二定律。即生物体无休止地进行有机物氧化和能量的释放利用,必然导致熵的增加,而熵的不断增加势必冲击、侵蚀乃至最后毁灭对生命至关重要的有序性。这就是人不吃不喝会饿死的原因所在。

2. 细胞或生物个体属于耗散结构。依靠外界不断供给自由能来维持自身有序性的结构称为耗散结构。一个细胞或生物个体一方面不断将排列高度有序和结构高度有序的有机物氧化分解释放能量,降低其有序性(即熵增加),并排出高熵物质(如 CO_2 和 H_2O);另一方面同时从外界摄取高度有序(即低熵)的有机物(如葡萄糖和氨基酸等)或能量(如光能),从而使细胞或生物个体维持在低熵状态。

在生物体中,当同化作用大于异化作用时,其有序性增加,熵降低,个体表现出生长、发育;反之,异化作用大于同化作用时,其有序性降低,熵升高,个体表现出消瘦、衰老。

综上所述,生命是以低熵形式存在的。生命依靠外界不断提供能量(或富含能量的低熵有机物)来维持自身的低熵(或抵消自身熵的产生)。

二、细胞中能的转换类型

细胞中能的转换类型是多种多样的(表4-1)。细胞和人造的机器不同,不能利用热能来做功。因为要使热能成为做功的能源,必须存在着一个相当大的温差;而细胞和生物体本质上是一个等温系统,作为细胞成分的蛋白质、核酸等分子都是相当脆弱的,遇到高温都是要变性的,所以不可能存在可以做功的温差。在细胞和生物体的能的转换中起重要作用的是化学能,而前面讲过的腺苷三磷酸(ATP),常常充当各种类型能的转换媒介物。许多放能反应总是和 ATP 的合成相耦联,将放出的能贮存在 ATP 中;而许多需能反应总是和 ATP 的分解相耦联,从 ATP 中获得自由能。

三、化学反应的发生与自由能变化的关系

(一)自发反应通常是不可逆的

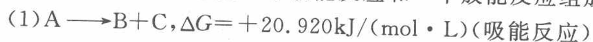
因为从定性的角度来看,自发反应总是向一个方向进行的;从能量的角度来看,自发反应伴随有自由能的释放,外界不供给能量,自发反应是不可逆转的。但从定量的角度来看,实际上除了放射性元素的蜕变外,一般的化学反应都是可以逆转的。

表 4-1 细胞中能的转换

能的转换	发生部位
化学能转换为渗透能	肾
化学能转换为机械能	肌细胞、纤毛上皮细胞
化学能转换为辐射能	萤火虫发光器官
化学能转换为电能	神经、脑、味觉及嗅觉感受器细胞
光能转换为化学能	叶绿体
声能转换为电能	内耳
光能转换为电能	视网膜

(二)能够释放自由能的反应是可以自发进行的

在生物体内,通常总是一个吸能反应和一个放能反应组成一个体系,例如:


(1)A ⟶ B+C,$\Delta G=+20.920$kJ/(mol·L)(吸能反应)


(2)C ⟶ D,$\Delta G=-33.472$kJ/(mol·L)(放能反应)


(3)A ⟶ B+D,$\Delta G=-12.552$kJ/(mol·L)

在这个体系中,C是中间产物,B、D才是终产物,自由能的净变化(即焓变)为$\Delta G=-12.552$kJ/(mol·L),是放能的,因此从热力学来看,这个反应是完全可行的。可以说反应(2)推动了反应(1)的进行,这两个反应称为耦联反应,即通过C这一中间产物而使(1)、(2)两个反应耦联起来,从而使反应能够顺利进行。耦联反应在细胞代谢中非常重要,生物体内ATP的合成就是通过与某些放能反应的耦联来进行的,这将在后面介绍。

(三)大分子物质的分解过程可自发进行而合成过程需要耗能

大分子物质的分解或放能反应过程都会释放自由能,大分子物质的合成或吸能反应过程都需要消耗能量,因此前者都可以自发进行而后者却不能自发进行。其理论依据是热力学第二定律,因为一个大分子中的各个原子是高度有序的,分解成的多个小分子的各个原子的总有序性较小。

四、高能磷酸化合物

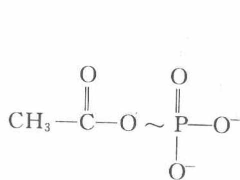
(一)高能磷酸化合物的概念

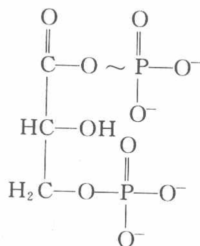
磷酸化合物在生物体的换能过程中占有重要地位。机体内有许多磷酸化合物,当其磷酸基水解时,释放出大量的自由能。一般将水解时能释放出20.92kJ/mol以上自由能的键称为高能键,用"~"表示。含有高能键的磷酸化合物称为高能磷酸化合物。高能键与键能不同,键能是指断裂一个化学键所需要提供的能量。键能越高,其键所具有的自由能越小。

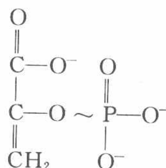
(二)高能磷酸化合物及其他高能化合物的类型

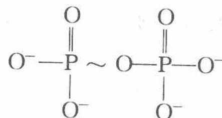
生物体内高能化合物的种类是很多的,不只是高能磷酸化合物。根据它们键型的特点,可分为以下几种类型:

1. 磷氧键型(—O~P—) 属于这种键型的化合物很多,如三磷酸核苷、二磷酸核苷、乙酰磷酸、1,3-二磷酸甘油酸、焦磷酸、磷酸烯醇式丙酮酸等。


乙酰磷酸


1,3-二磷酸甘油酸


磷酸烯醇式丙酮酸


焦磷酸

2.氮磷键型 如磷酸肌酸,即 $-\overset{\overset{O}{\|}}{\underset{|}{P}}\sim\underset{|}{N}-$ 等。

3.硫酯键型——活性硫酸基 如酰基辅酶 A(R－CO～SCoA)等。

4.甲硫键型——活性甲硫氨酸。

上述高能化合物中含磷酸基团的占绝大多数。但并不是所有含磷酸基团的化合物都是高能磷酸化合物,如葡萄糖-6-磷酸、甘油磷脂等化合物水解时只能释放 4.184～12.55kJ/mol。

(三)三磷酸核苷

三磷酸核苷有三磷酸核糖核苷和三磷酸脱氧核苷两类。

1. 三磷酸腺苷 三磷酸腺苷(ATP)属于三磷酸核糖核苷,是高能磷酸化合物的典型代表。

(1)ATP的结构和酸酐键的特点 ATP是一分子腺嘌呤、一分子核糖和三个相连的磷酸基团构成的核苷酸,在生物机体的 pH 条件下以图 4-1 所示的结构形式存在。

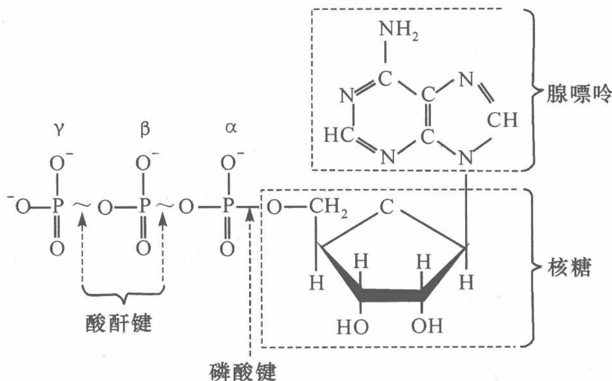
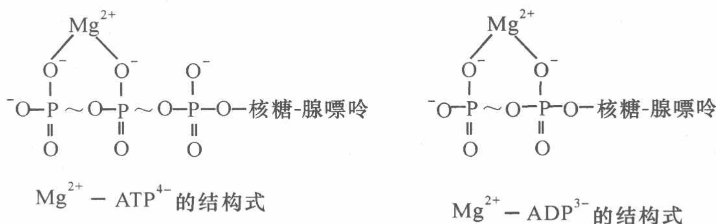


图 4-1 腺苷三磷酸(ATP)的结构式

腺苷三磷酸分子中的每个酸酐键都是高能键,因为每个酸酐键水解时的标准自由能降低 30.54kJ/mol。这两个键容易水解断裂,其主要原因是由于在生物机体的 pH 条件下,一个 ATP 分子的三个磷酸基团基本上都能发生电离,三个磷酸基上约有 4 个负电荷(即 ATP^{4-}),使磷酸基之间相互排斥,以最外两个磷酸基团之间的斥力最大,因而最容易水解断裂。

(2)细胞内影响 ATP 自由能释放的因素 细胞中 Mg^{2+} 等二价阳离子、H^{+}(pH 值)、ADP^{3-}、ATP^{4-}、HPO_4^{-} 等物质,都可以影响 ATP 中酸酐键的水解和自由能释放的量。但实际上在生物机体的大多数细胞中,由于 ADP^{3-}、ATP^{4-}、HPO_4^{-} 等物质的浓度都是比较稳定的,因而影响 ATP 自由能释放的因素主要是 Mg^{2+} 等二价阳离子和 H^{+}(pH 值)的浓度。

在生物机体中,Mg^{2+} 等二价阳离子常与 ADP^{3-} 和 ATP^{4-} 以离子键形成 Mg^{2+}-ADP^{3-} 和 Mg^{2+}-ATP^{4-} 复合物。因而,当 Mg^{2+} 等二价阳离子浓度较高时,酸酐键更不易水解,释放的自由能较少。pH 值升高,ATP 水解释放的自由能明显升高。pH 值的高低也影响二价阳离子与 ADP^{3-}、ATP^{4-} 的结合能力。



(3)ATP 在能量转运中的地位和作用 在细胞的各种含磷酸基团的化合物中,ATP 的标准自由能处于中间数值,这使 ATP 有可能在磷酸基团转移中作为中间传递体而起作用。在细胞的分解代谢中形成的具有更高磷酸基团转移势能的化合物,如磷酸烯醇式丙酮酸、1,3-二磷酸甘油酸都是葡萄糖分解的中间产物,都不直接水解,而是通过特殊激酶的作用,以转移磷酸基团的形式,将捕获到的自由能传递给 ADP 而生成 ATP。ATP 分子又倾向于将它的磷酸基团转移给具有较低磷酸基团转移势能的化合物。这就是 ATP 在磷酸基团转移中所起到的中间传递体的作用。可以说它是一个转移磷酸基团的"共同中间传递体"。它的作用如图 4-2 所示。

ATP 作为磷酸基团的共同传递体的实质是传递能量。它水解释放出的能量,可以推动一个在热力学上不利的反应顺利进行。而这一过程具有非常普遍的生物学意义,例如,一种蛋白质由一种构象转变为另一种构象,一种低能态的物质转变高能态的物质,离子逆浓度梯度的跨膜转运等。

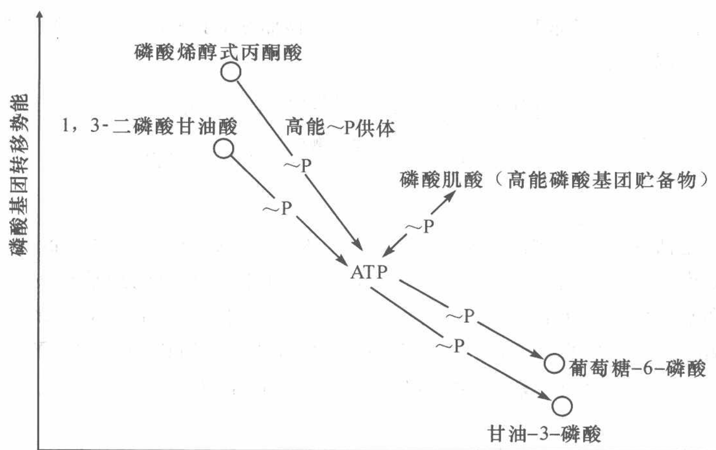


图 4-2　ATP 作为磷酸基团共同中间传递体示意图

(4)ATP 系统的动态平衡　如果 ATP 的末端酸酐键水解形成 ADP 和 Pi(磷酸)，它就会以热能的形式释放出自由能。由于酶的作用，使 ATP 的水解和其他需能反应相耦联，而使它释放的自由能转变为更有用的形式(图 4-3)。生活的细胞的生命活动无时无刻都需要 ATP 供能，因而 ATP 的周转是非常迅速的。一个处于静息状态的人，每天需要消耗 ATP 40kg。

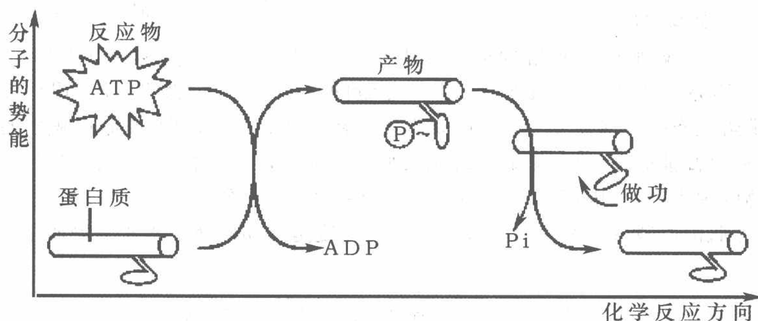


图 4-3　ATP 推动细胞做功(改自吴相钰等，2005)

ATP 之所以能成为细胞耗能过程的主要直接供能物质，是因为：①ATP 的水解酶分布广、数量多、水解反应迅速；②线粒体内膜上高能化合物合成酶只有 ATP 合成酶，因而在细胞呼吸过程中 ATP 是最容易合成的高能化合物；③ATP 分子中的高能磷酸键所储存的自由能的能值大小也决定了它在能量代谢过程中的重要地位。

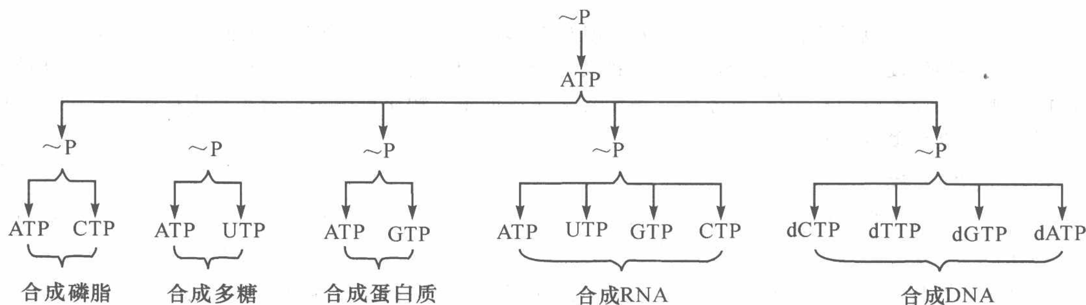
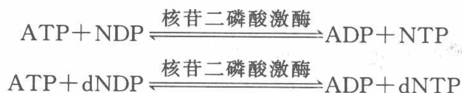


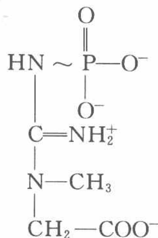
图 4-4　各种核苷三磷酸参与不同生物合成的关系示意图

2. 其他三磷酸核苷　细胞在能量传递中，除了 ATP 作为主要的能量载体外，还有其他一些 5′-三磷酸核苷和 5′-三磷酸脱氧核苷也参与细胞的能量传递作用。但不同的核苷三磷酸的作用往往不同，图 4-4 列出每种核苷三磷酸与不同生物合成的关系。

其中，所有的核苷三磷酸的高能磷酸基团都由 ATP 转移而来，在核苷二磷酸激酶的作用下，这种转化关系是可逆的，具体表示如下：

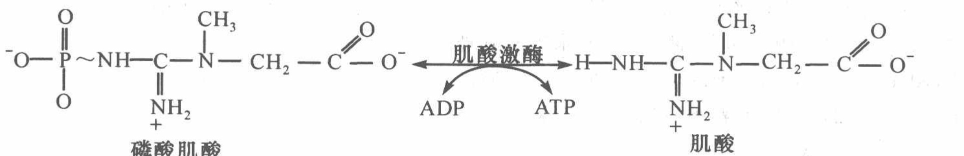


（四）磷酸肌酸



神经和肌肉等细胞活动的直接供能物质是 ATP。但 ATP 在细胞中的含量很低，在哺乳动物的脑和肌肉中约 3～8mmol/kg。这么少的含量只能提供肌肉剧烈活动 1s 左右的消耗。肌肉和脑中的磷酸肌酸含量远远超过 ATP。在脑中大约相当 ATP 的 1.5 倍，在肌肉中则相当于 ATP 的 4 倍，而受过良好训练的运动员的肌肉中磷酸肌酸的含量可高达 30 mmol/kg。磷酸肌酸是动物细胞内 ADP 和 Pi 合成 ATP 的首要供能物质。

磷酸肌酸又称肌酸磷酸，只存在于动物细胞中。磷酸肌酸在肌酸激酶的作用，很容易将其磷酸基团传递给 ADP，从而使 ATP 再生。反应式如下：



在 pH＝7 的条件下，磷酸肌酸水解的标准自由能是－41.1 kJ/mol。从磷酸肌酸的高含量和它高于 ATP 的磷酸基团转移势能可以看出，肌肉活动急需能量的情况下，磷酸肌酸可使 ATP 含量维持较高的稳定水平。它可提供给肌肉强烈活动 4～6s 的能量需要。在运动后的恢复期，细胞内积累的肌酸又可由其他途径来源的 ATP 提供高能磷酸基团，重新合成磷酸肌酸。肌酸激酶催化的反应是可逆的，它能随时有效地调整反应物和产物的浓度变化；因而，磷酸肌酸有"ATP 缓冲剂"之称。

一般认为，人体肌肉中磷酸肌酸的含量及其再合成速度是运动员速度素质的物质基础。

第三节　物质的跨膜运输

物质跨膜的转运主要有三种途径：被动运输、主动运输和胞吞与胞吐作用。前两个途径是实现小分子及其离子的跨膜运输，后一途径是实现大分子和颗粒性物质的跨膜运输。

一、被动运输

被动运输是指通过简单扩散或协助扩散实现物质沿浓度梯度或电化学梯度方向的跨膜转运。被转运物质在膜两侧的浓度梯度或电化学梯度越大，被转运物质的自由能越高，被动运输速度越快。用于被动运输的能量来自物质本身的自由能，而不需要细胞提供代谢能量。物质跨膜的动力来自于被转运物质在膜两侧所形成的浓度梯度或电化学梯度。

（一）简单扩散

物质直接通过生物膜的脂双层，从浓度高的一侧到浓度低的一侧的一种扩散，称为简单扩散，又称自由扩散，如图 4-5 所示。

1. 膜的结构基础　生物膜所具有的一定流动性，尤其是脂双层的流动性所产生的间隙；与膜蛋白无关。

2. 原理　分子永不停息的热运动；物质的相似者相溶。

3. 跨膜的物质特点　疏水的小分子，如 O_2、N_2 和苯等极易过膜。图 4-5 显示在通过无蛋白的人工脂双层时，不同分子具有不同的跨膜转运速率。

一般认为，在简单扩散的跨膜转运中，涉及跨膜物质溶解在膜脂中，再从膜脂一侧扩散到另一侧，最后进入细胞膜内或外的水相中。因此，其通透性主要取决于分子大小和分子的极性。小分子比大分子容易穿

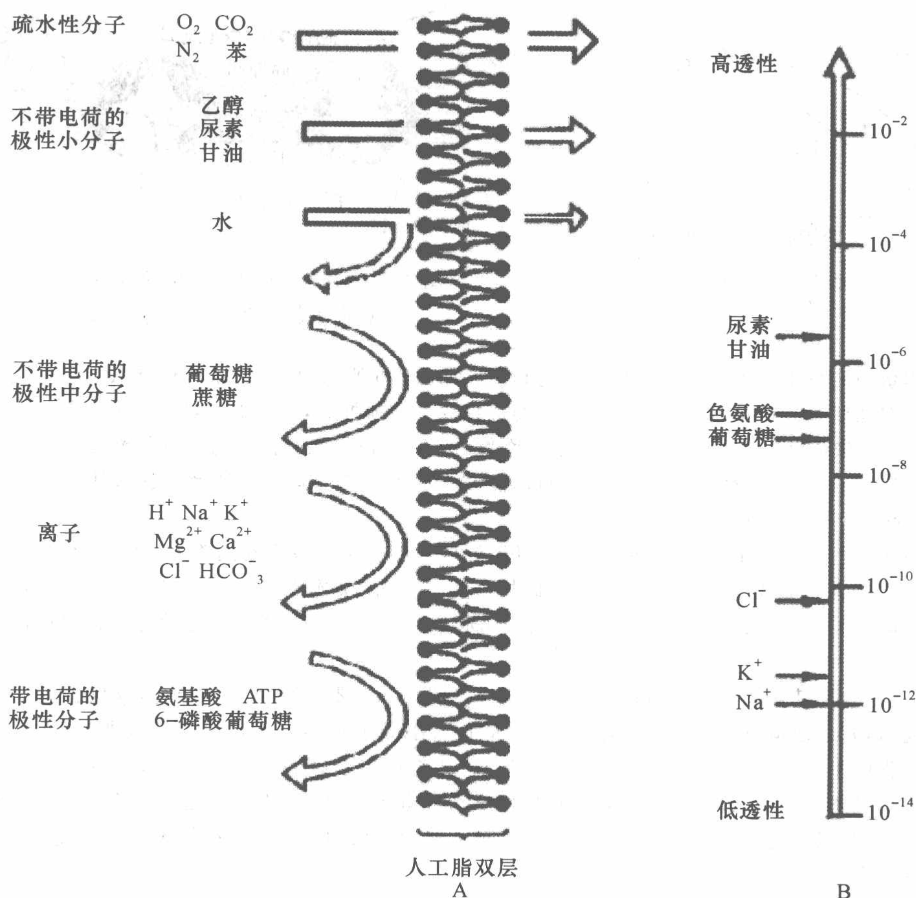


图 4-5　A. 人工脂双层膜对不同分子的相对透性
B. 不同分子通过人工脂双层膜的渗透系数(单位:cm/s)

膜,非极性分子比极性分子容易穿膜,而带电离子和极性分子跨膜运动则需要更高的自由能,所以无蛋白的人工脂双层对带电离子是高度不透的。

4. 物质跨膜的动力　跨膜物质的浓度梯度,并且转运速度与被转运物质的浓度梯度成正比。

(二)协助扩散

物质跨膜需要膜转运蛋白"协助"的一种扩散,称为协助扩散,又称易化扩散。在相同的浓度梯度时跨膜,一种亲水小分子物质通过自由扩散会极慢,而通过协助扩散就会快得多,并会表现出如图 4-6 的特点。

1. 膜的结构基础　生物膜上存在膜转运蛋白,可分为载体蛋白、通道蛋白和离子通道三种类型,这些膜转运蛋白能有选择性地介导物质跨膜运输。

(1)载体蛋白及其功能

①载体蛋白运输的分子机理　载体蛋白是几乎所有类型的生物膜上普遍存在的多次跨膜蛋白分子。每种载体蛋白能与一类甚至是一种溶质分子或离子等进行暂时的、可逆的结合,通过一系列可逆的构象改变介导溶质的跨膜转运。

图 4-7 假想模型认为,膜上的载体蛋白以两种构象状态存在:状态 A 时,溶质结合位点在膜外侧暴露;状态 B 时,同样的溶质结合位点在膜内侧暴露。两种构象状态的转变是随机发生,不依赖于是否有溶质结合和是否完全可逆;假如溶质浓度在膜外侧更高,则状态 A→状态 B 的转换比状态 B→状态 A 的转换发生更快更多,因此溶质顺浓度梯度进入细胞。

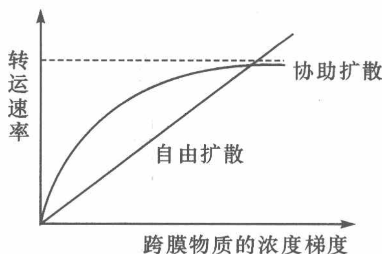


图 4-6　被动转运的两种方式

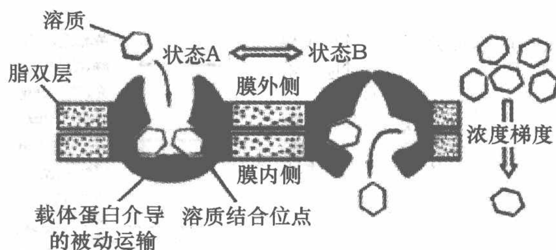


图 4-7　示载体蛋白通过构象改变介导溶质(葡萄糖)协助扩散的假想模型

②载体蛋白的分子特点　①专一性。②饱和性。如图 4-6 所示,转运过程具有类似于酶与底物作用的饱和动力学双曲线。③可抑制性。既可被底物类似物竞争性地抑制,又可被痕量的某种抑制剂非竞争性抑制以及对 pH 的依赖性等,因此有人将载体蛋白称为通透酶。以上三方面是与酶的特性相同的。与酶不同的是:④可以改变过程的平衡点,加快物质沿自由能减少的方向跨膜运动的速率。⑤载体蛋白对转运的溶质分子不作任何的共价修饰。

有的载体蛋白还兼有某种酶(如 ATP 水解酶)的作用,帮助离子以主动运输方式实现跨膜,这类载体蛋白称为“泵”。还有一些载体蛋白可以在 ATP 间接供能(即钠钾泵或质子泵的参与)的情况下,帮助物质以协同运输(属于主动运输的一种类型)的方式实现跨膜,图 4-13 所示载体蛋白帮助葡萄糖以协同运输的方式实现跨膜。

(2)通道蛋白及其功能　通道蛋白所介导的被动运输,不需要与溶质分子结合,仅仅提供一个横跨膜的亲水性通道,并且通道可以持续开放,允许水和适宜大小的亲水小分子自由且持续通过,而且在介导物质跨膜的过程中不发生构象的改变,但其通道的开放与否可以被调控。例如,有的水通道蛋白的通道开放与否可以通过磷酸化或去磷酸化所调节,磷酸化时水通道便会加宽。某些通道蛋白在革兰氏阴性细菌的外膜、线粒体或叶绿体的外膜上形成非选择性的通道。绝大多数的通道蛋白都是多次跨膜蛋白。目前发现的通道蛋白已有 100 余种。

美国科学家 Peter Agre 于 1990 年第一次发现了水通道蛋白,后来他用实验证明了水分子过膜是一个由水通道蛋白协助的跨膜过程,由此他于 2003 年 10 月 8 日被授予诺贝尔奖。他的实验是:把细胞膜含有名为“水通道”的蛋白质的细胞同没有该蛋白质的细胞一同放入水溶液里,结果发现含有该蛋白的细胞不断吸水并逐渐膨胀;而没有该蛋白的细胞则没有变化。Agre 还用人工脂质体进行实验,发现移植上此种蛋白的脂质体才开始变得对水有通透性。目前,水通道蛋白在人类中至少已发现了 11 种。水通道只允许水分子通过而不允许其他物质通过,一个通道可以在 1s 中通过几十亿个水分子。

(3)离子通道　离子通道与通道蛋白有类似之外,所介导的被动运输不需要与溶质分子结合,仅仅提供一个横跨膜的亲水通道,但不同的是:离子通道只能是在接受了特定的刺激后发生的瞬间而不是持续地开放,而且只是为无机离子提供的。离子通道可分为几种类型,见表 4-2。离子通道具有两个显著特征:

①离子通道具有离子选择性　离子通道对被转运离子的大小与电荷都有高度的选择性,而且转运速率高,可达 10^6 个离子/s,其速率是已知任何一种载体蛋白的最快速率的 1000 倍以上。这些离子主要有 Na^+、K^+、Ca^+、Cl^- 等。驱动带电荷的溶质跨膜转运的净驱动力来自两种力的合力:一种是溶质的浓度梯度,另一种是跨膜电位差,这种净驱动力构成溶质跨膜的电化学梯度,这种梯度决定溶质跨膜的被动运输的方向。

②离子通道是门控的　离子通道的活性由通道开或关两种构象所调节,并通过通道开关应答于适当的信号。离子通道通常呈关闭状态,只有在膜电位变化、化学信号或压力等特定的刺激后,才瞬时开启形成跨膜的离子通道。因此,离子通道又称为门通道,并又区分为电压门通道、配体门通道和压力激活门通道(图 4-8)。

表 4-2　离子通道的举例

离子通道	典型定位	功　　能
K^+ 渗透通道	大多数动物细胞的质膜	维持静息电位
电压门 Na^+ 通道	神经细胞轴突的质膜	介导产生动作电位
电压门 K^+ 通道	神经细胞轴突的质膜	在发现动物电位后，使膜恢复静息电位
电压门 Ca^{2+} 通道	神经终末的质膜	刺激神经递质的释放，将电信号转换为化学信号
乙酰胆碱受体	肌肉细胞的质膜	在靶细胞中，将化学信号转换成电信号
压力激活的阳离子通道	内耳听觉毛细胞	检测声音震动

电压门通道的构象变化依据细胞膜内、外带电离子的状态，主要是通过膜电位的变化使其构象发生改变，从而将"门"打开。这类通道主要存在于神经细胞、肌细胞、卵细胞、原生动物和植物细胞的细胞膜上。含羞草的闭叶反应、草履虫的快速转向运动都与电压门通道有关。

听觉毛细胞的离子通道就是一种压力激活通道，这种通道靠压力的作用而打开。例如，由声音振动推开听觉毛细胞的离子通道，允许离子进入听觉毛细胞，这样建立起一种电信号，并且从毛细胞传递到听觉神经，再到大脑形成听觉。

配体门蛋白与胞外或胞内特定物质(称配体)进行特异性结合后构象发生变化，结果打开"门"而让相关物质通过，如神经突触前膜释放的递质作用于突触后膜可引起 Na^+ 门通道打开。

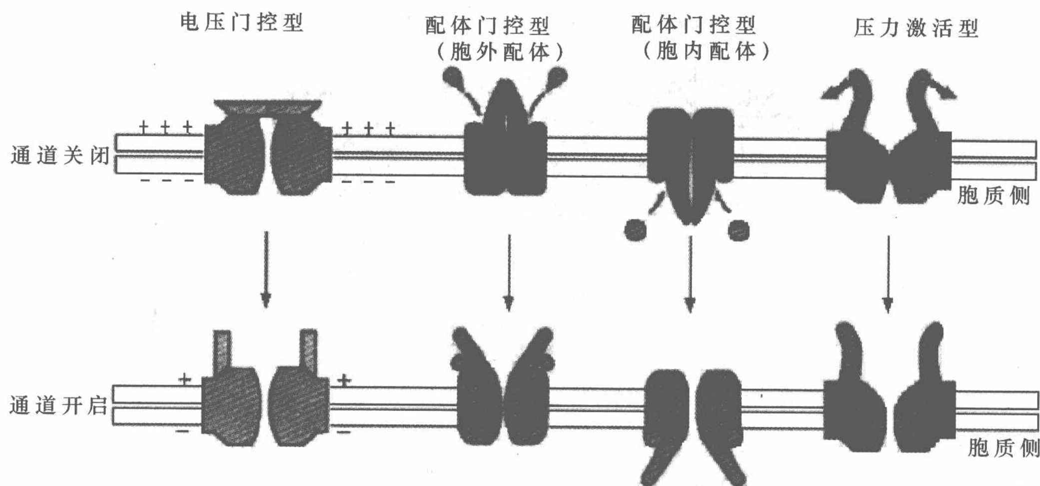


图 4-8　三种类型的门控离子通道示意图

2. 原理　分子和离子永不停息的热运动、静电引力和膜转运蛋白的"协助"。

3. 跨膜的物质特点　极性小分子及其相应离子。如 H^+、Na^+、K^+ 和葡萄糖、氨基酸、核苷酸等。水的过膜主要是通过水通道蛋白发生的，所以也属于协助扩散。

4. 物质跨膜的动力　电化学梯度的大小。电化学梯度包括溶质的化学浓度梯度和跨膜电势梯度。不需要细胞代谢来供能。

5. 协助扩散的特点：(1)需要膜转运蛋白的协助。(2)对被转运的物质有高度选择性。(3)转运速度快。如葡萄糖分子以简单扩散的方式过膜，其通透系数为 10^{-7} cm/s，以协助扩散的方式过膜时其通透系数为 10^{-2} cm/s，通透系数增加了 10^5 倍。(4)具有饱和效应。

二、主动运输

主动运输是由载体蛋白所介导的物质逆浓度梯度或电化学梯度由浓度低的一侧向浓度高的一侧进行

跨膜转运的方式。其中，参与主动运输的载体蛋白通常能直接利用 ATP 的能量做功，因此常被称为“泵”，并且这种载体蛋白同时还兼有某种酶的作用(参与协助扩散、协同运输过程的载体蛋白不起酶的作用)，如钠钾泵又是一种 ATP 水解酶。主动转运分子的自由能变化为正值，因此需要与某种释放能量的过程相耦联。

根据主动运输过程所需能量来源的不同，可将主动运输归纳为由 ATP 直接提供能量和间接提供能量以及光能驱动的主动运输三种基本类型(图 4-9)。也可以根据被转运物质的运输方向的不同，又可以将主动运输归纳为单向转运和耦联转运两种类型(图 4-10)，其中的单向转运包括 ATP 直接驱动和光驱动两种运输形式。

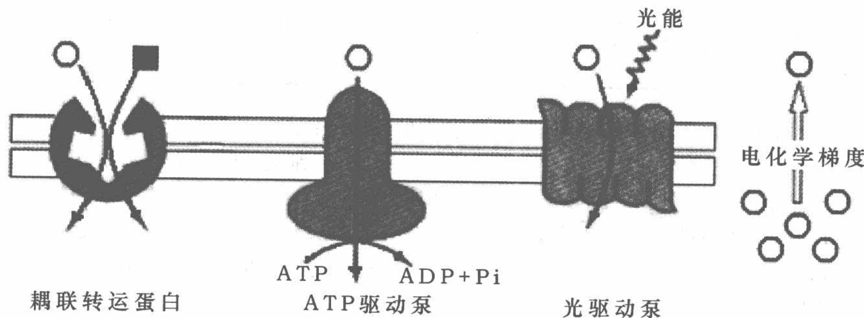


图 4-9 驱动主动运输的三种载体蛋白

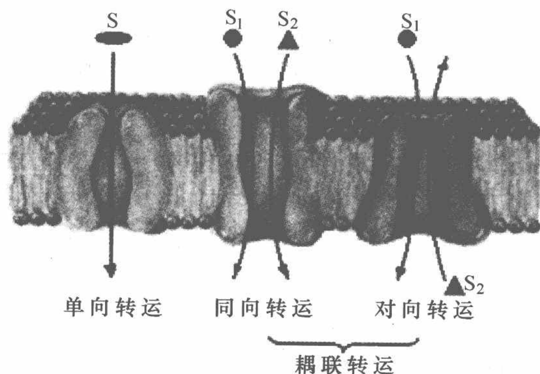


图 4-10 主动运输的三种方式(改自 Nelson，2000)

(一)泵运输

泵运输是由 ATP 直接提供能量的主动运输，即 ATP 直接驱动的主动运输。

1. 钠钾泵 Na^+-K^+泵存在于一切动物细胞的细胞膜上。在细胞膜的两侧存在很大的离子浓度差，特别是阳离子浓度差。一般的动物细胞要消耗 1/3 的总 ATP 来维持细胞内低 Na^+ 高 K^+ 的离子环境，而神经细胞则要消耗 2/3 的总 ATP，这种特殊的离子环境对维持细胞内正常的生命活动，对神经冲动的传递以及对维持细胞的渗透平衡，恒定细胞的体积都是非常必要的。K^+ 和 Na^+ 逆电化学梯度输入和输出的跨膜转运是一种典型的主动运输方式，它是由 ATP 直接提供能量，通过细胞膜上的 Na^+-K^+ 泵来完成的。

Na^+-K^+泵由 α 和 β 两个亚基组成，α 亚基具有 ATP 酶的活性，是一个膜蛋白；β 亚基是具有组织特异性的糖蛋白。如图 4-11 所示。

Na^+-K^+泵的工作模式：在细胞内侧，α 亚基与 Na^+ 相结合促进 ATP 水解，α 亚基上的一个天门冬氨酸残基磷酸化引起 α 亚基构象发生变化，将 Na^+ 泵出细胞；接着，细胞外的 K^+ 与 α 亚基的另一位点结合，使其去磷酸化，α 亚基构象再度发生变化将 K^+ 泵进细胞，完成整个循环。Na^+ 依赖的磷酸化和 K^+ 依赖的去磷酸化引起构象变化有序交替发生，每秒钟可发生 1000 次左右构象变化。每个循环消耗一个 ATP 分子，泵出 3 个 Na^+ 和泵入 2 个 K^+。极少量的乌本苷便可抑制 Na^+-K^+ 泵的活性，而 Mg^{2+} 和少量的膜脂有助于 Na^+-K^+ 泵活性的提高。生物氧化抑制剂如氰化物使 ATP 供应中断，结果 Na^+-K^+ 泵失去能源以致停

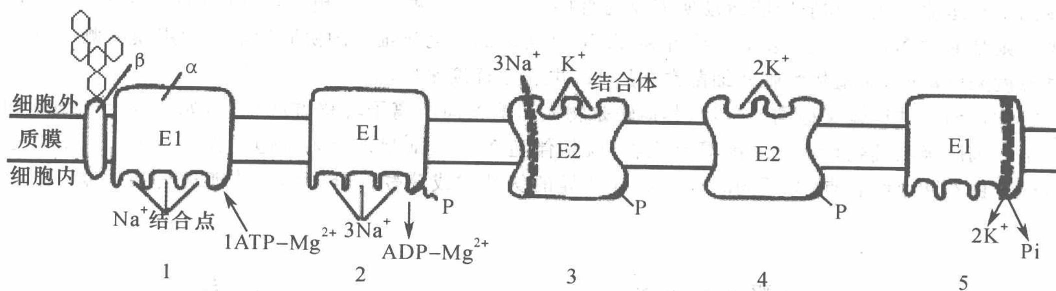


图 4-11 Na^+-K^+泵的运输机制

1、2、3、4、5 代表 Na^+ 和 K^+ 运输过程的顺序

止工作。

2. 钙泵 Ca^{2+}泵工作与 ATP 的水解酶相耦联，每消耗一个 ATP 分子转运出 2 个 Ca^{2+}。钙泵主要存在于细胞膜和肌细胞的肌质网膜上，它将 Ca^{2+} 输出细胞或泵入肌质网腔中储存起来，以维持细胞内低浓度的游离 Ca^{2+}。Ca^{2+}泵兼有 Ca^{2+}-ATP 酶的作用。

3. 质子泵 植物细胞、真菌和细菌细胞的质膜上没有 Na^+-K^+泵，而具有 H^+泵，将 H^+泵出细胞，建立跨膜的 H^+ 电化学梯度，驱动转运溶质进入细胞。例如，细菌细胞对糖和氨基酸的摄入主要是由 H^+驱动的同向运输完成的。质子泵可分为三种：

(1)P 型质子泵 P 型质子泵存在于真核细胞质膜上，它与 Na^+-K^+泵和 Ca^{2+}泵结构类似，在转运 H^+ 的过程中涉及磷酸化和去磷酸化。

(2)V 型质子泵 V 型质子泵存在于动物细胞的溶酶体膜和植物细胞液泡膜上，其功能是将细胞质基质中的 H^+泵入细胞器中。这一过程需要 ATP 供能，但不需要磷酸化和去磷酸化。

(3)ATP 合成酶复合体 ATP 合成酶复合体又称 F 型泵，存在于线粒体内膜、叶绿体的类囊体膜和多数细菌质膜上，它以相反的方式来发挥其生理作用，即 H^+ 顺浓度梯度运动，将所释放的自由能与 ATP 合成耦联起来，实现线粒体的氧化磷酸化和叶绿体的光合磷酸化作用。

由 ATP 直接提供能量的主动运输，也可以按表 4-3 划分四种类型。

表 4-3 四类 ATP 驱动的离子和小分子运输泵的比较

类型	运输物质	结构与功能特点	存在的部位
P 型	H^+、Na^+、K^+、Ca^{2+}	通常有大小两个亚基，大亚基被磷酸化，小亚基调节运输	①H^+泵：存在于植物、真菌和细菌的质膜 ②Na^+-K^+泵：存在于动物细胞的质膜 ③H^+-K^+泵：存在于哺乳动物胃细胞表层质膜 ④Ca^{2+}泵：存在于所有真核生物的质膜和肌质网膜
V 型	H^+	多个跨膜和胞质亚基。主要功能是利用 ATP 水解释放的能量将 H^+ 从胞质溶胶泵入细胞器的腔中，制造酸性环境	植物和真菌的液泡膜；动物细胞的溶酶体的膜；某些分泌酸性物质的动物细胞质膜
F 型	H^+	多个跨膜和胞质亚基。主要功能是利用 H^+ 电化学梯度合成 ATP	线粒体内膜、叶绿体的类囊体膜、细菌的质膜
ABC 型	离子和各种小分子	两个跨膜结构域形成水性通道，两个胞质结构域将 ATP 的水解与物质运输相耦联。不同结构域可以位于相同亚基，也可位于不同亚基	细菌质膜(运输氨基酸、糖和肽)；哺乳动物内质网膜(运输与 MHC 蛋白相关的抗原肽)；哺乳动物细胞质膜(运输小分子、磷脂、小的类脂分子)

(二)协同运输

协同运输又称为耦联转运，是一类由 Na^+-K^+泵(或 H^+泵)与载体蛋白协同作用，靠间接消耗 ATP 所

完成的主动运输方式。物质跨膜运动所需要的直接动力来自膜两侧离子电化学梯度，而维持这种离子电化学梯度则是通过 Na^+-K^+ 泵（或 H^+ 泵）消耗 ATP 来实现的。动物细胞的协同运输是利用膜两侧的 Na^+ 电化学梯度来驱动的，而植物细胞和细菌常利用 H^+ 电化学梯度来驱动。

1. 共运输　共运输又称同向转运，其运输是物质运输方向与离子转移方向相同，如小肠上皮细胞和肾小管上皮细胞吸收葡萄糖或氨基酸等有机物，就是伴随 Na^+ 从细胞外流入细胞内而完成的。完成共运输的载体蛋白有两个结合点，必须同时与 Na^+ 和特异的氨基酸或葡萄糖分子结合才能进行共运输（图 4-12，13）。

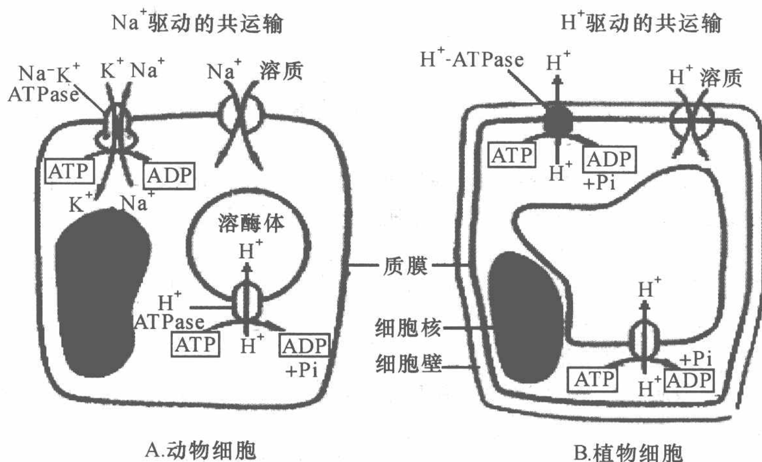


图 4-12　Na^+-K^+ 泵（或 H^+）与载体蛋白协同运输的示意图

A. 动物细胞 Na^+ 驱动的共运输　B. 植物细胞 H^+ 驱动的共运输（ATPase 为以 ATP 供能的载体蛋白）

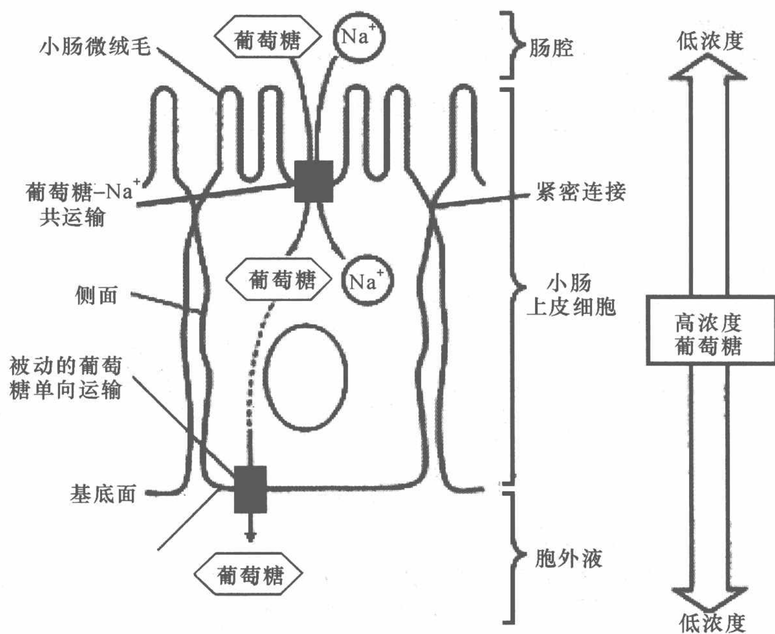


图 4-13　小肠上皮细胞吸收葡萄糖示意图

（葡萄糖分子通过 Na^+ 驱动的共运输方式进入上皮细胞；再经载体介导的协助扩散方式进入血液；Na^+-K^+ 泵消耗 ATP 维持 Na^+ 的电化学梯度）

2. 对向转运 如图 4-10，对向转运又称反向转运，是指物质跨膜转运的方向与离子转移的方向相反，如动物细胞常通过 Na^+ 驱动的 Na^+-H^+ 对向运输的方式来转动 H^+ 以调节细胞内的 pH。

综上所述，主动运输的特点是：①膜结构基础是载体蛋白，这些载体蛋白不仅具有结构上的特异性（各种特异的结合位点），而且具有构象变化的可逆性；②运输原理是能量形式的转化，即一种物质（主要是 ATP）自由能的降低促进了另一种物质自由能的升高；③过膜的物质特点是极性小分子或带电离子；④物质过膜所需的能量由 ATP 直接（泵运输）或间接（协同运输）提供。

（三）光驱动泵的运输

这类主动运输的能量来自于所吸收的光能，如植物叶绿体类囊体膜上的 PSⅡ（称光系统Ⅱ，图 4-36，39）就是一种光驱动的质子泵：PSⅡ的 P680 获得 2 个波长为 680nm 的光子后就能从类囊体外向内泵入 2 个质子。

三、胞吞作用和胞吐作用

胞吞和胞吐作用取决于三个方面：①膜结构基础是具有一定的流动性，在运输过程中涉及膜的融合与断裂；②过膜的物质特点是大分子和颗粒性物质，如蛋白质、多核苷酸、多糖等，且一次性过膜的物质往往是一种以上数量不等的大分子和颗粒性物质；③物质过膜所需能量由 ATP 等供给。如图 4-14 所示。

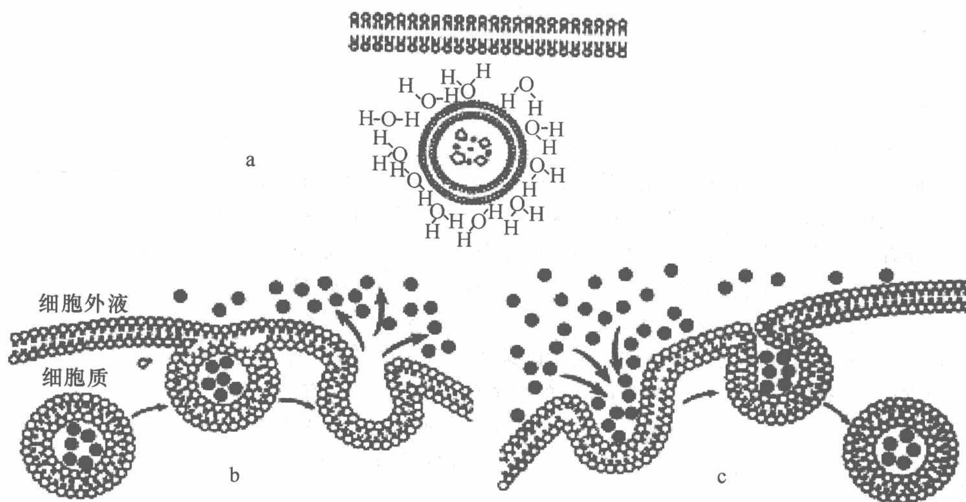


图 4-14 细胞的胞吞和胞吐

a. 分泌泡与质膜间的水层 b. 胞吐 c. 胞吞

（一）胞吞作用

所谓的胞吞作用（又称内吞作用）就是由于质膜下微丝（肌动蛋白）收缩，造成质膜向内折入，将胞外的固体颗粒或液体包入，并从质膜上脱落下来形成细胞质的泡。这个泡最终与溶酶体融合，并被其中的酶降解成可溶性产物进入细胞质中供生命活动使用。如果吞入的是固体颗粒就叫做吞噬作用，吞入液体的则叫做胞饮作用，所有真核细胞有胞饮的能力。胞饮作用和吞噬作用主要有三点区别，见表 4-4。

表 4-4 胞饮作用和吞噬作用的比较

比较项目	胞饮作用	吞噬作用
胞吞泡的直径(nm)	一般小于 150	一般大于 250
胞吞物质	溶液	大颗粒性物质
发生的连续性	连续发生	间歇发生
是否具有特异性	非特异性	特异性。与质膜上的相应受体有关

根据胞吞的物质是否有专一性，也可将胞吞作用分为特异性胞吞作用和非特异性胞吞作用。特异性胞吞过程有受体的介导，其过程如图 4-15 所示。该过程有选择、浓缩的意义，既可保证细胞大量地摄入特定的大分子，同时又可避免吸入过多的胞外液体。

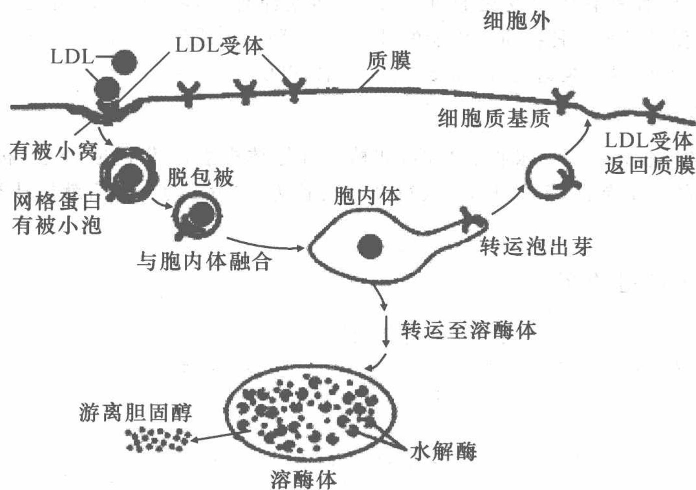


图 4-15　LDL 受体介导的特异性胞吞作用

（二）胞吐作用

所谓胞吐作用（又称外排作用）是将细胞内的分泌泡或其他膜泡中的物质排出细胞外的过程。在这个过程中分泌泡或膜泡的膜与细胞膜发生融合、破裂后，才能将泡内物质排出。膜间融合不大可能自发发生，人们推测可能存在一类促融合蛋白，它能排除两膜之间约 1.5nm 水层并促使两膜融合，产生小孔道，最终将泡内物排出（图 4-14）。某些病毒的包膜蛋白在一定的 pH 下有催化膜融合的功能。

细胞胞吐有两个途径：组成型胞吐和调节型胞吐（图 4-16）。所有真核细胞都有组成型胞吐的途径，通过这个途径，新合成的囊泡膜上的蛋白和脂类不断地供给细胞质膜以得到更新和生长；而囊泡内的可溶性蛋白分泌到细胞外，有的成了质膜外周蛋白，有的形成胞外基质组分，有的作为营养成分或信号分子扩散到胞外液。特化的分泌细胞（如腺体细胞）还有一个调节型胞吐的途径，这些细胞产生的分泌物储存在分泌泡内，当细胞在受到胞外信号刺激时，分泌泡与质膜融合并将内含物释放出去。

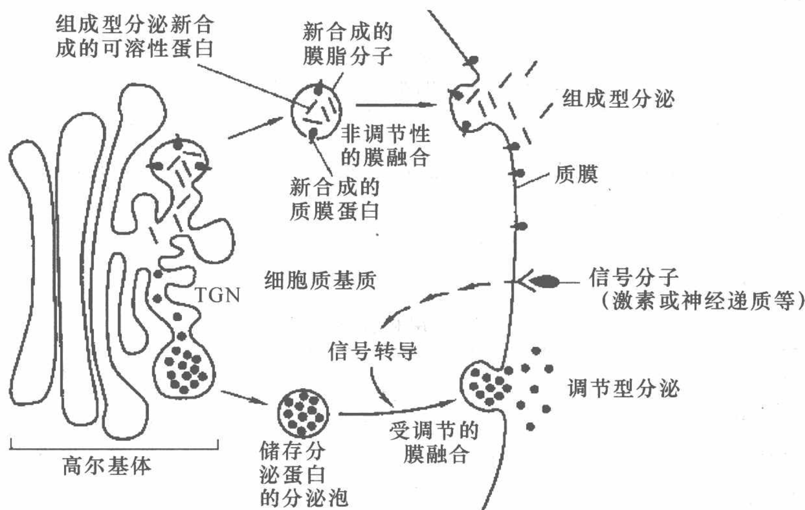


图 4-16　细胞组成型和调节型胞吐的两个途径

第四节　细胞吸水

一、水　势

(一)水势的概念

一种溶液的水势就是这种溶液中的水每偏摩尔体积的化学势,用符号 ψ_m 表示,单位为“帕”,其大小可用来判断该溶液中的水分子参加化学反应的本领或在两相之间移动的方向和能力。在数值上,某溶液的水势等于该溶液的水的 1 偏摩尔体积所具有的自由能与同温同压同一体系中 1 摩尔纯水的自由能之差。

一种溶液的水的 1 偏摩尔体积就是 1 摩尔水在这个溶液中所占的有效体积,也就是在温度、压强及其他组分不变的条件下,在无限大的这个溶液中加入 1mol 水时所引起的该溶液体积的增加量。例如,在 1 个大气压和 25℃条件下,1mol 的水所具有的体积为 18mL;但在相同条件下,将 1mol 的水加入到大量的水和酒精等摩尔的混合物中时,这种混合物增加的体积不是 18 mL 而是 16.5 mL,16.5 mL 就是水的 1 偏摩尔的体积,即在 1 个大气压和 25℃条件下,这种浓度的酒精水溶液的水的偏摩尔体积为 16.5mL/mol。在稀的水溶液中,水的偏摩尔体积与纯水的摩尔体积($18\times10^{-6}m^3/mol$)相差不大,实际应用时往往用纯水的摩尔体积代替偏摩尔体积;因此,一个体系的水势可理解为该体系中的水与纯水之间每单位体积的自由能差。通常将纯水的水势规定为 0,因此在常温常压下一般的溶液水势都是负值。

溶液中水势的大小,实质上取决于溶液单位体积中自由水的多少和运动速度的大小。溶液中自由水含量越多,水分子运动速度越大,水势就越高。溶液中自由水含量的多少由溶质与衬质颗粒的多少和性质(如亲水性、大小等)决定,而水分子运动速度则由压力和温度决定。水分子总是从水势高的区域向水势低的区域移动。

(二)水势的种类

一个渗透系统中的半透膜两侧的溶液如果温度相同,则这个溶液的水势(记为 ψ 或 ψ_w)包括溶质势、压力势、衬质势和重力势四个部分,即:$\psi=\psi_s+\psi_p+\psi_m+\psi_g$。

1.溶质势(ψ_s)(又称渗透势 ψ_π)　ψ_s 是由于溶质分子或离子的存在而降低了的溶液中水的自由能。ψ_s 的大小实质上取决于溶液单位体积中自由水的多少,也就是取决于溶液的量的浓度、溶质颗粒大小和溶质颗粒亲水能力的大小。如果溶液量的浓度越大、溶质颗粒越小、溶质颗粒亲水力越强,ψ_s 就越小。纯水的溶质势 ψ_s 最大,在常温常压下规定为 0 帕,所以 ψ_s 是负值。对于非结合的物质的稀溶液,溶质势可以由范德霍夫方程式估算:$\psi_s=-R\cdot T\cdot Cs$。其中:R 为气体常数[8.32J/(mol·K)],T 为绝对温度(K),C_s 为溶解或电离状态的溶质微粒量的浓度(mol/L)。如 1mol 葡萄糖、1mol NaCl、1mol K_2SO_4 分别溶于水中各形成 1 升的溶液,则这三个溶液的微粒量的浓度 C_s 分别是 1、2、3mol/L;如果这些物质溶于同一水中共同形成 1 升的混合溶液,则这个混合溶液的微粒量的浓度 C_s 则为 6mol/L。

2.压力势(ψ_p)　若对体系施加正压力,就会加快水的运动速率而提高水的自由能,因而提高了水势。这种由于压力的作用使水势改变的值称为压力势。正压力产生的压力势为正值,负压力产生的水势为负值。

3.衬质势(ψ_m)　衬质势又称胶体渗透势,由于体系中衬质(指大分子的亲水物质)的存在而使水势降低的值。体系中 ψ_m 的大小取决于衬质的亲水能力和衬质的数量。蛋白质的亲水能力大于淀粉,淀粉的亲水能力大于纤维素。可见 ψ_m 也是负值。

4.重力势(ψ_g)　由于水的重力作用使系统中的水的自由能增加。$\psi_g=P_w\cdot g\cdot h$。其中,P_w 为水的密度,g 为重力加速度,h 为水相对于参考状态的高度。

二、渗透和渗透压的概念

(一)渗透和渗透系统

渗透就是水分子(或溶剂小分子)通过半透膜的一种扩散,这时溶质颗粒不能过膜。半透膜就是只允许

小分子及其离子通过，不允许大分子物质通过的薄膜。对于水分子来说，生物膜可看成半透膜（实际上生物膜的透性比半透膜更差），水分子穿越生物膜主要是通过各种水通道的协助扩散完成的。

取一玻璃漏斗，用膀胱膜或玻璃纸将漏斗口紧紧扎住，将漏斗倒过来，注入蔗糖溶液（蔗糖是双糖，不能透过半透膜），再将漏斗浸入装有清水的烧杯中（图 4-17）。由于漏斗外是纯水，即水的浓度为 100%，水势为 0；而袋内是蔗糖液，水的浓度低于 100%，其水势为负值，这样就在膀胱半透膜的内外两侧形成了水的浓度梯度和水势梯度。由于水分子永不停息的热运动，在单位时间内漏斗外纯水中的水分子穿过半透膜而扩散到漏斗内的数量，就会比漏斗内蔗糖液中水分子扩散到漏斗外的数量要多，结果漏斗内的液量逐渐增多，漏斗内的液柱逐渐升高。这一现象是渗透的结果。

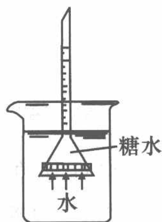


图 4-17 渗透计

据图 4-17 分析，构成渗透系统有两个必需条件：一个是半透膜，另一个是半透膜两侧都必须有溶液并且存在水势差。

（二）渗透压

在一个渗透系统中，溶液的溶质阻止其水分子通过半透膜渗出的压强，就叫该溶液的渗透压，方向朝溶液。渗透压越大，溶液吸水能力越强。渗透压包括溶质渗透压和衬质渗透压。溶质渗透压、衬质渗透压在数值上分别等于溶质势（溶液渗透势）和衬质势，但方向相反。人及哺乳动物的体液渗透压与 0.9% 的食盐水（及 5% 的葡萄糖溶液、0.3mol/L 甘油溶液）的渗透压相当，因此称 0.9% 的食盐水为人及哺乳动物的生理盐水，也称人体细胞的等渗溶液。

三、细胞吸水

（一）植物细胞吸水

1. 细胞液泡未形成之前，细胞的水势主要由衬质势 ψ_m 决定而发生吸胀吸水。这是由于这时的细胞本身就存在着较多的结合水未饱和的亲水物质（如风干的种子）或不断大量合成新的亲水物质（如幼嫩的细胞），并且细胞内的溶液体积较小而渗透吸水也少。同时，幼嫩细胞的胞壁薄，弹性大、易变形，ψ_p 很小。这时，$\psi=\psi_m$。

细胞亲水物质吸水膨胀，这种吸水方式称为吸胀吸水。如一粒风干大豆的吸水几乎就是只靠吸胀吸水，这时大豆细胞的衬质势几乎等于细胞的吸水力。

2. 细胞形成中央大液泡之后（图 4-18），细胞的水势主要由液泡中的溶质势 ψ_s 决定，其次是细胞壁对细胞内部所产生的压力势 ψ_p；衬质势由于亲水分子物质大多已经具备了足量的结合水（成熟植物细胞合成新的亲水大分子物质又少）而趋近于 0。这时的细胞主要靠渗透作用吸水，这种通过渗透作用的吸水方式称为渗透吸水。因此，具大液泡的细胞其水势计算公式可简化为：$\psi=\psi_s+\psi_p$。

一个植物成熟细胞置于水势较低的溶液中会发生渗透失水，并出现质壁分离的现象。一个质壁分离的活细胞置于水势较高的溶液中会发生渗透吸水，出现质壁分离复原。死亡的细胞是全透性的，所以可用质壁分离和复原的实验来检验细胞的死活。

原核细胞，如细菌等，其细胞壁的化学成分与植物细胞不同，但同样也会产生质壁分离现象。

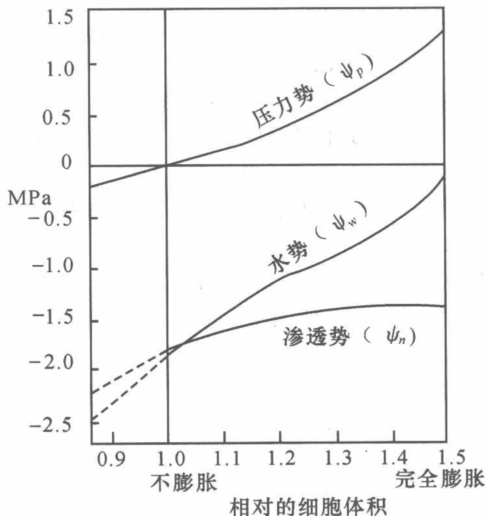


图 4-18 植物细胞的相对体积变化与水势、渗透势和压力势之间的关系图解

（二）动物细胞吸水

动物细胞因为不具备植物细胞的细胞壁和液泡，所以其吸水能力的决定因素略有区别：

1. 动物细胞吸水不受压力势的影响，即动物细胞的压力势为 0 帕；淡水生活的原生动物，如草履虫、变形虫等，没有细胞壁来控制水的渗入，但细胞内有伸缩泡可以排出过多的水，以防止细胞胀破。

2. 动物细胞中的溶质势和衬质势对细胞吸水的影响，几乎具有同等的作用。

(三)细胞的吸水力

细胞的吸水力取决于该细胞和周围环境的水势之差。差值为正，则细胞失水；正值越大，细胞失水力越强。差值为负，则细胞吸水；负得越多，细胞吸水越快。

第五节 生物氧化

一、生物氧化的概述

(一)生物氧化的概念

生物体需要的能量主要通过体内的有机物氧化而获得。有机物在生物细胞内经过氧化最后生成小分子物质并释放能量的过程，称为生物氧化。由于这一过程是在组织细胞内发生的，往往表现为细胞摄取 O_2 而释放 CO_2，因此生物氧化又称为细胞呼吸。

(二)生物氧化的特点

虽然糖(和脂肪等有机物)在体内和体外彻底氧化分解都产生水和 CO_2，并释放出等量的能量，但生物氧化与燃烧的过程有显著的不同：生物氧化反应是在常温常压下进行的酶促反应，能量逐步释放且有一部分以化学能的形式储存于 ATP 分子中；体外氧化(即燃烧)是在高温下发生的，能量迅速释放，全部以热能和光能的形式散失。

(三)生物氧化的方式和酶类

1. 生物氧化中物质的氧化方式　在化学反应中，去电子、脱氢、加氧都属于氧化；得电子、加氢、脱氧都属于还原。这种变化规律，无论在体内还是在体外，都是一样的。不同的是，体内氧化都是酶促反应。常见的氧化类型有脱电子、脱氢、加水脱氢和加氧反应。生物体内并不存在游离的电子或氢原子，在上述氧化反应中脱下的电子或氢原子必须为另一物质所接受。这种既能接受、也能供出电子或氢原子的物质分别称为递电子体和递氢体。

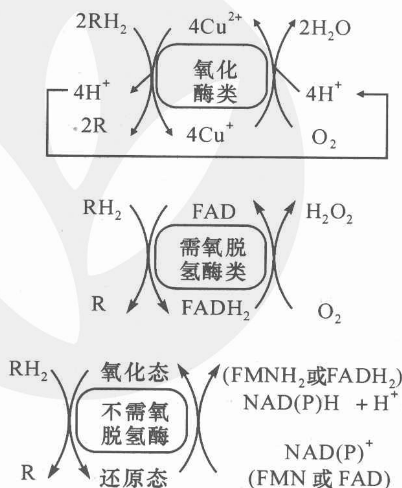


图 4-19　生物氧化三类酶的酶促反应模式

RH_2：还原态的有机物或递氢体

R：为氧化态的有机物或递氢体

2. 与生物氧化有关的酶类

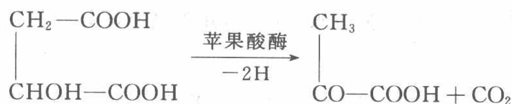
(1)氧化酶类　能直接利用氧分子作为受氢体，其中的氧化酶含铜，反应产物是水，如细胞色素氧化酶，图 4-19。

(2)需氧脱氢酶类　通常以黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)为辅基，也能直接利用氧分子作为受氢体，但反应产物为过氧化氢。习惯上有时将需氧脱氢酶不严格地称为氧化酶，如黄嘌呤氧化酶。

(3)不需氧脱氢酶　不能以氧分子而只能以体内某些辅酶为直接受氢体，这些辅酶包括烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD^+)、烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸($NADP^+$)、黄素单核苷酸(FMN)和黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)，等等。

二、生物氧化中 CO_2 生成的方式

生物体 CO_2 的生成并不是物质中所含的碳氧原子与 O_2 的直接化合，而是来源于糖、脂肪等转变来的有机酸的脱羧。有些脱羧反应不伴有氧化，称为单纯脱羧；有些则伴有氧化，称为氧化脱羧。例如苹果酸的氧化脱羧：



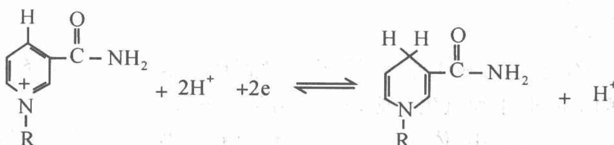
三、生物氧化中水的生成

生物氧化中水的生成，是代谢物脱下的成对氢原子，通过多种酶和辅酶的催化而发生连锁的氧化还原反应，使氢及其电子经过逐步传递最终与氧（包括氧气和无机氧化物中的氧，如 NO_3^-、SO_4^{2-} 等）结合生成水。在线粒体内膜上，这个连锁反应的有关递氢体和递电子体按一定顺序排列在线粒体内膜上，构成了呼吸链。

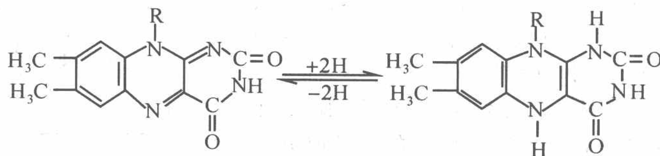
（一）呼吸链的组成成员

呼吸链由许多组分组成，参加呼吸链的氧化还原酶有烟酰胺脱氢酶类、黄素脱氢酶类、铁硫蛋白类、细胞色素类、辅酶 Q 类和 O_2 等。

1. 烟酰胺脱氢酶类　以 NAD^+、$NADP^+$ 为辅酶，它们能够可逆地加氢还原、脱氢氧化，故可作为递氢体而起作用。烟酰胺只能接受 1 个氢原子和 2 个电子，而另 1 个质子则留在介质中：



2. 黄素脱氢酶类　其辅基为 FMN、FAD，其分子中都含有异咯嗪。异咯嗪的两个氮原子都可以进行脱氢和加氢反应，故它们都可作为递氢体：



3. 铁硫蛋白类　其分子中含有非卟啉铁和对酸不稳定的硫，其作用是借铁的变价进行电子传递：



$$Fe^{3+} + e \rightleftharpoons Fe^{2+}$$

4. 辅酶 Q 类　此类酶是一种脂溶性的醌类化合物，因广泛存在于生物界，故又名泛醌。其分子中的苯结构能可逆地加氢还原而形成对苯二酚衍生物，故属于递氢体。

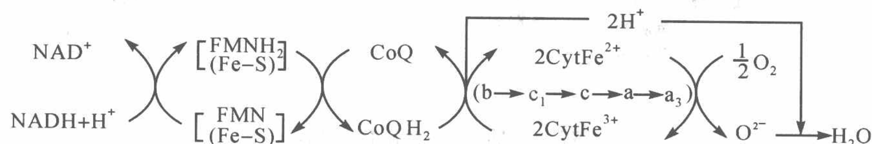
5. 细胞色素类　细胞色素（Cyt）是一类以铁卟啉为辅基的蛋白质，在呼吸链中，也依靠铁的化合价的变化而传递电子。目前发现的细胞色素有多种，包括 a、a_3、b、c、c_1 等。不同种类的细胞色素的辅基结构及与蛋白质连接的方式是不同的。在典型的线粒体呼吸链中，其顺序是 b→c_1→c→aa_3→O_2，其中仅最后一个 a_3 可被氧分子直接氧化，这与 aa_3 分子中还含有 2 个化合价可变的铜原子有关。目前还不能把 a 和 a_3 分开，故把 a 和 a_3 合称为细胞色素氧化酶。

6. 氧气是电子的最终受体，是呼吸链最末端的一个成员。

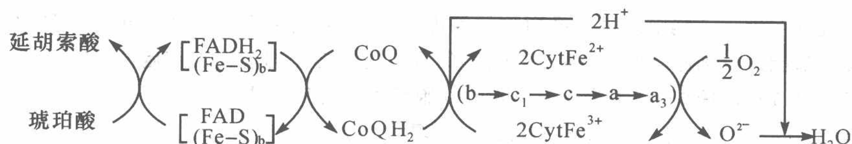
（二）呼吸链中传递体的排列顺序和水的生成

确定呼吸链中传递体的排列顺序可以依据：①呼吸链各组分的标准氧化还原电位的高低，按氧化还原电位递增的顺序排列；②利用阻断呼吸链的抑制剂，阻断链中某特定的电子传递环节。若加入某种抑制剂后，则在阻断环节的负电子性的一侧递电子体（递氢体）因不能再氧化而处于还原状态，但在阻断环节的正电子性一侧递氢、递电子体不能被还原而处于氧化状态。目前，已基本确定的呼吸链主要有两条，其电子传递体的排列顺序如下：

1. NADH 氧化呼吸链



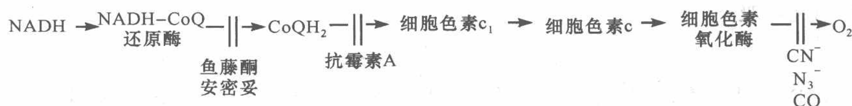
2. 琥珀酸氧化呼吸链



其中，$CoQH_2$ 和 CoQ、Cyt(包括 Cytb→$Cytc_1$→Cytc→Cyta→$Cyta_3$)是膜蛋白。上述两条呼吸链可归纳为图 4-20。真核细胞的呼吸链成员分布于线粒体内膜上，原核细胞的呼吸链成员分布于质膜上。

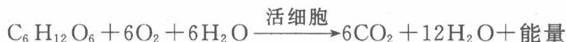
图 4-20 电子对沿呼吸链传递时的传递次序及氧化还原电位
(根据翟中和等，2009，改自 Lodish，1999)

鱼藤酮、抗霉素 A 和氰化物分别是 NADH-CoQ 还原酶复合体、$CoQH_2$-Cytc 还原酶复合体和细胞色素氧化酶的抑制剂，即：



第六节　细胞呼吸

细胞呼吸就是在生物细胞中通过一系列酶的催化作用，将糖类等有机物质氧化分解释放能量的过程。任何一个活细胞都能进行细胞呼吸，以便为细胞生命活动提供必需的能量。细胞呼吸是一个复杂的、有多种酶参与的多步骤过程。例如，以葡萄糖为底物的细胞呼吸的总反应式是：



$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \xrightarrow{\text{活细胞}} 6CO_2 + 12H_2O + \text{能量}$$

如果在体外将葡萄糖燃烧，一步就被氧化成 CO_2 和水；而在细胞中葡萄糖的氧化是要经过许多步骤才产生 CO_2 和水的。根据呼吸作用过程是否需要 O_2 参与，细胞呼吸分为有氧呼吸、无氧呼吸和微生物发酵。在某些组织器官中，糖还可以循着磷酸戊糖通路进行代谢。

一、细胞有氧呼吸

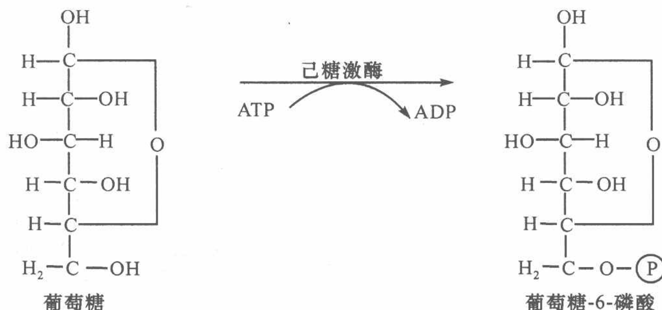
以葡萄糖为底物的细胞有氧呼吸的全过程可分为 4 个部分：①糖酵解（EMP）；②丙酮酸氧化脱羧；③柠檬酸循环（TCA 循环）；④电子传递链。有的书将丙酮酸氧化脱羧归为柠檬酸循环，即将细胞有氧呼吸的全过程分为糖酵解、柠檬酸循环和电子传递链三个部分。

（一）糖酵解

糖酵解（EMP）是葡萄糖氧化的第一阶段，包括一系列反应，都是在细胞质基质中发生的，不需氧气参与，但每一反应都有特定的酶催化。

1. 糖酵解（EMP）的全过程　如图 4-21 所示，糖酵解过程主要包括以下步骤：

（1）葡萄糖磷酸化。葡萄糖氧化是放能的反应，但葡萄糖是比较稳定的化合物，如果要使它氧化放出能来，必须先给以活化能来推动这个反应；换言之，必须先使葡萄糖由稳定状态变为活跃状态，而这个活化能由 ATP 提供。一个 ATP 的磷酸基通过己糖激酶的催化反应而连到葡萄糖分子的 6 位 C 上，使葡萄糖成为葡萄糖-6-磷酸。葡萄糖的磷酸化使葡萄糖初步得到了活化。



式中Ⓟ代表磷酸基。由于葡萄糖中的磷酸键不是高能的，所以画成直线。这一反应产生了较多的热能。

如果淀粉或糖原作为糖酵解的能源物质，在磷酸化酶的作用下，淀粉或糖原与 H_3PO_4 反应，降解产生 1-磷酸葡萄糖，而无需消耗 ATP。

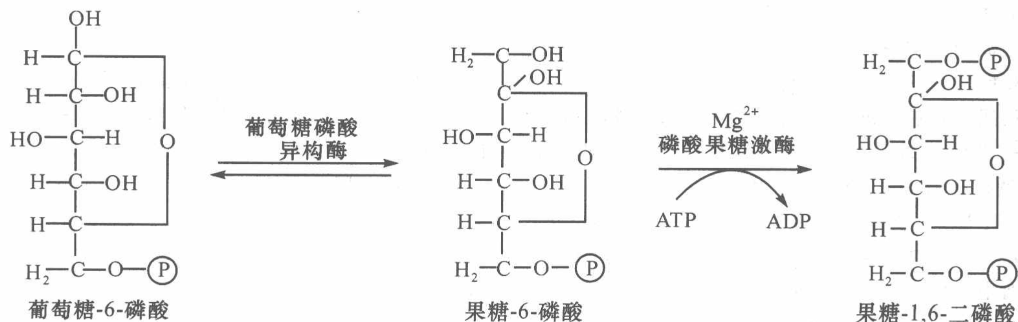
（2）葡萄糖-6-磷酸经异构酶的催化而变为它的异构体果糖-6-磷酸；然后在磷酸果糖激酶的催化下，又消耗一个 ATP，其中的一个磷酸基连到 1 位 C 上而成为果糖-1，6-二磷酸。

反应至此，一个葡萄糖分子消耗了 2 个 ATP 分子而被活化。其中己（葡萄）糖激酶和磷酸果糖激酶的催化反应均是释放大量自由能成为热能的不可逆反应，两酶都是别构酶类，并通过酶活性的调节来控制糖酵解的反应速度。

C—C—C—C—C—C
葡萄糖
ATP → ADP（不可逆）葡萄糖磷酸激酶
磷酸化酶（不可逆）：淀粉、糖原等 $+H_3PO_4$ → 葡萄糖-1-磷酸
葡萄糖-1-磷酸 ⇌ 变位酶
葡萄糖—6—磷酸 C—C—C—C—C—C—Ⓟ
⇅ 异构酶
果糖—6—磷酸 C—C—C—C—C—C—Ⓟ
ATP → ADP 果糖磷酸激酶（为限速酶）（不可逆）
果糖—1，6—二磷酸 Ⓟ—C—C—C—C—C—C—Ⓟ
⇅ 醛缩酶
3-磷酸甘油醛 PGAL（2分子） ⇌ 异构酶 ⇌ 磷酸二羟丙酮（2分子） C—C—C—Ⓟ
⇅ 脱氢酶2Pi；$2NAD^+$ → $2NADH+2H^+$
1.3—二磷酸甘油酸（2分子）Ⓟ～C—C—C—Ⓟ
⇅ 2ADP → 2ATP 磷酸甘油醛激酶（底物水平磷酸化）
3-磷酸甘油酸（2分子）C—C—C—Ⓟ
⇅ 变位酶
2-磷酸甘油酸（2分子） C—C(—O—Ⓟ)—C
⇅ 烯醇化酶
磷酸烯醇式丙酮酸（2分子） C—C(—O—Ⓟ)═C
2ADP → 2ATP 丙酮酸激酶（不可逆，底物水平磷酸化）
丙酮酸（2分子）

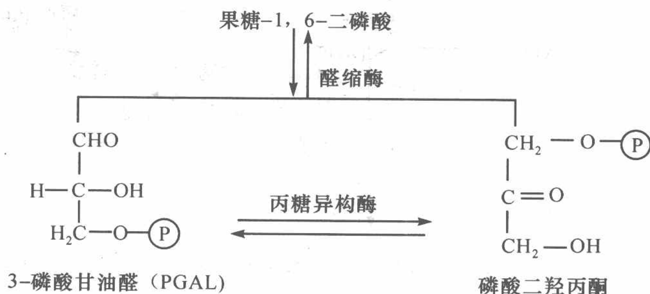
1. 消耗ATP 2分子
2. 产生ATP 4分子

图 4-21 糖酵解全过程图解



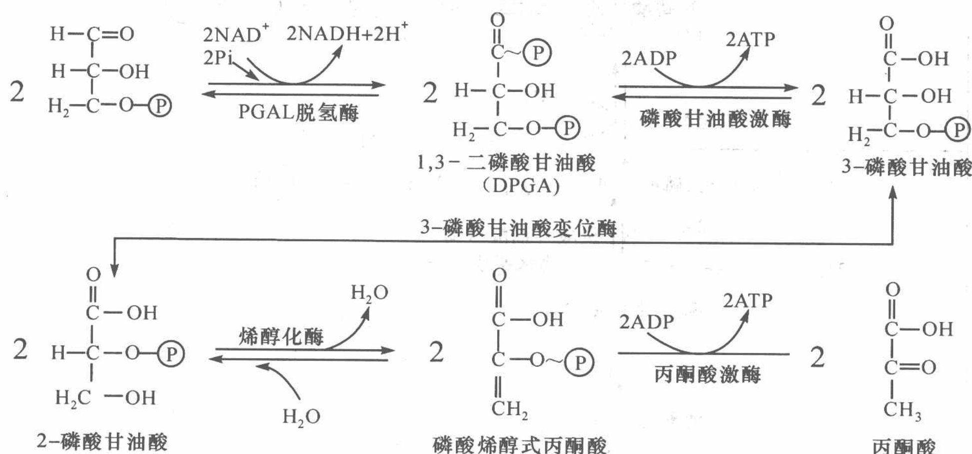
(3)醛缩酶催化果糖-1,6-二磷酸裂解，产生2个分子的三碳化合物：磷酸二羟丙酮和3-磷酸甘油醛

(PGAL)。并且在丙糖异构酶的催化下,两三糖分子之间很容易发生转化。



从一个分子葡萄糖转化为2个分子的PGAL,是糖酵解的第一阶段。这一阶段不但没有产生高能化合物ATP,反而从细胞贮备中消耗了2个ATP。

(4)PGAL的氧化和磷酸化,生成1,3-二磷酸甘油酸。每个PGAL氧化,放出2个H使辅酶NAD^+(电子受体)还原成NADH + H^+;同时放出能($\Delta G = -43.1$kJ),其中的一部分能用于促进PGAL分子与细胞基质中的无机磷酸盐(Pi)发生反应而贮存于高能磷酸键中,并生成1,3-二磷酸甘油酸(DPGA)。由于这一分子中新形成的磷酸键是高能的,所以用"～"表示。



(5)2分子DPGA的高能磷酸键转移到2个ADP,产生2个ATP和2分子3-磷酸甘油酸,这一反应称为底物水平的磷酸化,以与后面要讲到的氧化磷酸化和光合磷酸化相区别。

(6)3-磷酸甘油酸经2-磷酸甘油酸转化为磷酸烯醇式丙酮酸,它的磷酸键吸收了自由能而变成了高能键;随后,在丙酮酸激酶的催化下,发生第二次底物水平磷酸化,又生成2个ATP和2分子丙酮酸。

以上是糖酵解的第二阶段,这一阶段共产生了4个ATP分子。

2.糖酵解过程的总账　一个分子的葡萄糖(六碳化合物)分解为2个分子丙酮酸(三碳化合物);支用了2个ATP,产生了4个ATP,净得2个ATP;2个分子的NAD^+被还原,产生了2个NADH + H^+。总反应可表示如下:



葡萄糖 + 2ADP + 2Pi + $2NAD^+ \longrightarrow$ 2丙酮酸 + 2ATP + 2NADH + $2H^+$ + $2H_2O$

3.糖酵解的调控　细胞生物都能进行糖酵解过程,既能释放有机物中的部分化学能,又能为细胞代谢提供碳架。其过程的反应速度主要受果糖磷酸激酶、己糖激酶和丙酮酸激酶的活性调控。其中最关键的限速酶是果糖磷酸激酶,2,6-二磷酸果糖和AMP/ATP比值的高低对该酶的活性有强烈的调节作用。当ATP浓度较高时,果糖磷酸激酶几乎无活性,糖酵解作用减弱;当AMP积累,ATP较少时,酶活性恢复,糖酵解作用加强。2,6-二磷酸果糖是一种变构激活剂,能有效地降低ATP对该酶活性的抑制作用,并且2,6-二磷酸果糖浓度越高和ATP浓度越低时该酶的活性就越大。此外,H^+也可抑制该酶的活性,这样可防止肌肉中形成过量的乳酸。

(二)丙酮酸氧化脱羧

丙酮酸氧化脱羧生成乙酰辅酶A。葡萄糖经过糖酵解过程只释放了不足1/4的化学能,大部分能还保

存在 2 个丙酮酸分子和 2 个 NADH 中。糖酵解发生在胞质溶胶中，丙酮酸和 NADH 进入线粒体中继续氧化，并通过三羧酸循环和电子传递 2 个过程来实现。丙酮酸在进入三羧酸循环之前，在线粒体基质中先要氧化脱羧，与辅酶 A 结合成为活化的乙酰辅酶 A（乙酰 CoA）。这是一个由丙酮酸脱氢酶复合体（包括三种酶和五种辅酶：硫胺素焦磷酸 TPP、硫辛酸、CoA、FAD 和 NAD^+）催化完成的不可逆过程。

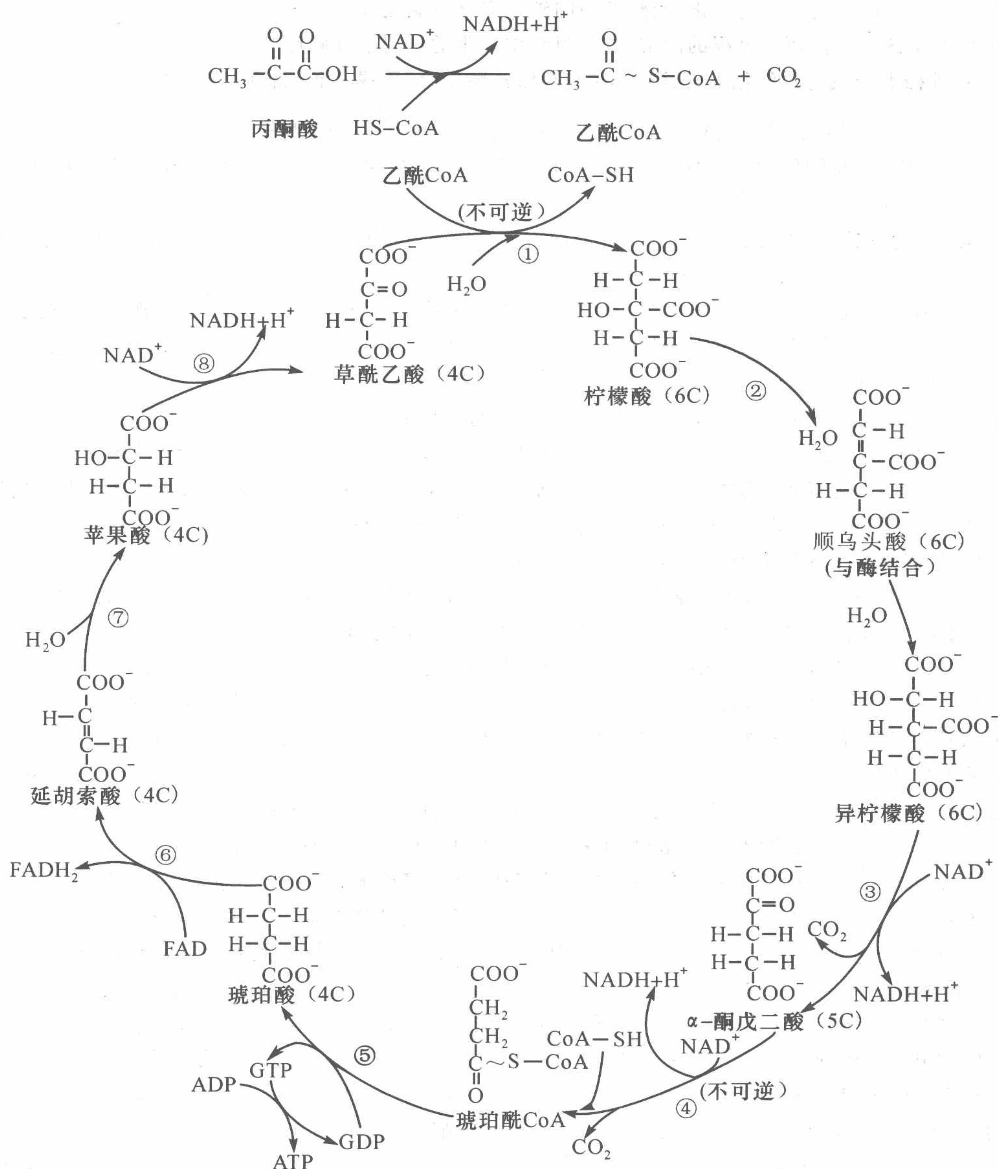


图 4-22　柠檬酸循环

（三）柠檬酸循环

柠檬酸循环（TCA 循环，图 4-22）的得名是由于乙酰 CoA 进入这个循环形成的第一个产物是柠檬酸。柠檬酸是一种三羧酸，所以这一循环又称三羧酸循环。为了纪念这一代谢途径的发现者 Hans Krebs，柠檬酸循环也称为 Krebs 循环。

1. 柠檬酸循环的场所　柠檬酸循环途径中的酶，除琥珀酸脱氢酶定位于线粒体内膜上外，其余均在于线粒体基质中。实际上正是通过琥珀酸脱氢酶，才使柠檬酸循环和定位于线粒体内膜上的电子传递链连接起来。因此，柠檬酸循环是在线粒体的基质中进行的。

2.柠檬酸循环的全过程　柠檬酸循环的第一步是每一个二碳的乙酰 CoA 分子和一个存在于线粒体中的四碳的草酰乙酸分子结合，生成六碳的柠檬酸，然后六碳的柠檬酸继续氧化并逐步脱去 2 个羧基而生成四碳化合物，最后重新形成四碳的草酰乙酸，再与乙酰 CoA 结合，开始新的一次循环。在这一全过程中，丙酮酸的 3 个碳在形成乙酰 CoA 时脱去了一个，在柠檬酸循环中脱去了 2 个。这 3 个碳原子氧化的结果都生成了 CO_2 分子而逸出。到此为止，葡萄糖中的碳就完全被氧化了。

图 4-22 是柠檬酸循环全过程的图解，这一过程中发生的主要事件顺序为：

(1)在柠檬酸合成酶的催化下，乙酰 CoA 与草酰乙酸结合，生成六碳的柠檬酸，放出 CoA。即：



$$\text{草酰乙酸} + \text{乙酰}-S-CoA \longrightarrow \text{柠檬酸 CoA} \xrightarrow{H_2O} \text{柠檬酸} + HS-CoA$$

(2)在顺乌头酸酶的催化下，柠檬酸分子不能进行脱氢反应，它先失去一个 H_2O 而成顺乌头酸，再结合一个 H_2O 转变为异柠檬酸。

(3)在异柠檬酸脱氢酶的催化下，异柠檬酸同时进行脱氢和脱羧反应，生成五碳的 α-酮戊二酸并放出一个 CO_2，同时一个 NAD^+ 被还原为 $NADH+H^+$。

(4)α-酮戊二酸也同时进行脱氢和脱羧反应，并和 CoA 结合，生成含有一个高能硫键的四碳化合物(琥珀酰 CoA)，并放出一个 CO_2，同时 NAD^+ 被还原为 $NADH + H^+$。所以这一反应与丙酮酸的脱羧脱氢反应相同，也是有 CoA 参与的。

(5)在琥珀酸硫激酶的催化下，琥珀酰 CoA 高能硫键水解脱去 CoA 而形成琥珀酸，放出的能促进底物水平磷酸化而生成 1 个三磷酸鸟苷(GTP)，GTP 再将高能磷酸基转移给 ADP 而产生 ATP。

(6)琥珀酸脱氢生成延胡索酸。前面已经提到的，催化这一反应的琥珀酸脱氢酶定位于线粒体内膜上，其辅酶是 FAD，而不是 NAD^+，所以在这里是 FAD 接受氢而成 $FADH_2$。

(7)在延胡索酸酶的催化下，延胡索酸与水化合生成苹果酸。

(8)在苹果酸脱氢酶的催化下，苹果酸脱氢使一个 NAD^+ 还原为 $NADH+H^+$，同时生成草酰乙酸。再生的草酰乙酸，可重新与新的乙酰 CoA 分子结合，开始新一轮的循环。

从图 4-22 可以看到，一次柠檬酸循环，投入的原料是 1 分子二碳的乙酰 CoA，共释放出 2 个 CO_2 分子；8 个氢(8 个质子和 8 个电子)，其中 2 个来自乙酰 CoA，另 6 个来自加入的 2 个水分子和第(5)步 GDP 与 H_3PO_4 反应生成的水。这些脱下的氢被传递到电子受体上，生成 3 分子 NADH 和 1 分子 $FADH_2$。此外，还生成了 1 个 ATP 分子。由于一个葡萄糖分子产生 2 个乙酰 CoA，所以一个葡萄糖分子在柠檬酸循环中共产生 4 个 CO_2 分子，6 个 NADH 分子，2 个 $FADH_2$ 分子和 2 个 ATP 分子。

在结束柠檬酸循环的介绍后，应指出：①各种生物的细胞呼吸都有柠檬酸循环过程。这是各种生物的细胞在代谢上的一个共性，是生物进化的一个有力证据；②柠檬酸循环可以说是最经济，也最有效率的氧化系统。在这一循环中，除 CO_2 外，简直没有废物，产生的能也陆续地被储藏起来。③柠檬酸循环的多个反应是可逆的，但由于柠檬酸的合成及 α-酮戊二酸的氧化脱羧是不可逆的，故此循环是单方向进行的。

3.乙醛酸循环　在实践中发现，植物和许多微生物如醋酸杆菌、大肠杆菌、固氮菌等细胞中的乙醛酸循环体存在两种特异性的酶，即苹果酸合成酶和异柠檬酸裂解酶，以及柠檬酸循环的几种主要酶类。由于这两种特异性酶的存在，使柠檬酸循环在乙醛酸循环体中有了一个支路，即乙醛酸循环(图 4-23)。由于线粒体中丙酮酸氧化脱羧生成乙酰 CoA 是一个不可逆的反应，乙酰 CoA 进入通过三羧酸循环，乙酰基中的 2 个 C 均以 CO_2 的形式释放掉而不可能转化为糖类。但在植物和微生物细胞内则发现脂肪酸转变为糖是通过乙醛酸循环途径进行的：在乙醛酸循环体中，脂肪酸通过 β 氧化产生乙酰 CoA，每 2 个乙酰 CoA 通过乙醛酸循环合成一个琥珀酸；琥珀酸进入线粒体后通过三羧酸循环形成草酰乙酸；草酰乙酸进入细胞质基质后脱羧生成的磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)可合成糖。目前，在动物细胞中尚未发现乙醛酸循环途径，因此在动物体内，依靠脂肪大量合成糖类是比较困难的。

4.柠檬酸循环的生物学意义

(1)普遍存在于一切能进行有氧呼吸的细胞中，是糖等有机物氧化而获得能量的最有效方式。

(2)柠檬酸循环是细胞内糖、脂、蛋白质三大物质转化的枢纽，具有很多种相同的中间产物。

因此，柠檬酸循环具有分解代谢和合成代谢的双重作用。

5.柠檬酸循环的代谢调节　柠檬酸循环速度三种酶活性的调控：柠檬酸合成酶、异柠檬酸脱氢酶和 α-酮戊二酸脱氢酶。柠檬酸合成酶是柠檬酸循环的关键限速酶，它受柠檬酸、ATP、NADH、琥珀酰 CoA 的抑

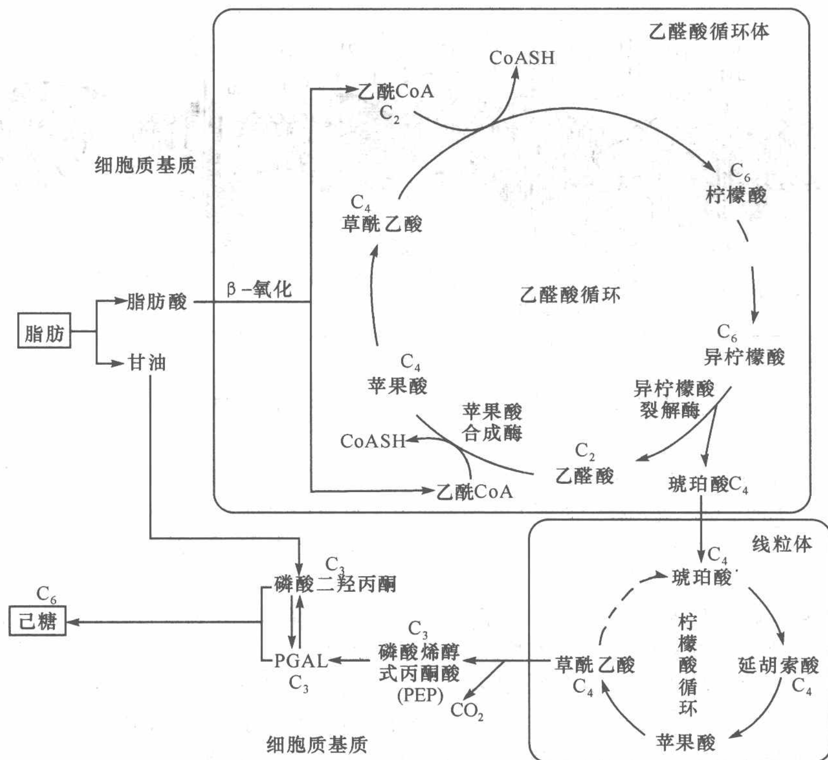


图 4-23　脂肪转化成己糖及乙醛酸循环与柠檬酸循环的关系

制，但草酰乙酸和乙酰 CoA 在浓度较高时能激活该酶的活性。对另外两种酶的活性，ATP 和 NADH 有抑制作用，而 Ca^{2+} 却有激活作用；ADP 是异柠檬酸脱氢酶的激活剂。

（四）电子传递系统和氧化磷酸化

1. 电子传递系统（详见本章第五节“生物氧化”）　葡萄糖经过糖酵解和柠檬酸循环而全部被氧化，氧化所产生的能一部分储存到 ATP 中，一部分还保留在 NAD^+ 和 FAD 所接受的高能电子中，即保留在 NADH 和 $FADH_2$ 中。这些高能的电子是怎样把能释放出来而转移给 ATP 的呢？这是靠包括分子氧在内的电子传递系统（即电子传递链）来完成的。前面所讲的糖酵解和柠檬酸循环都不涉及氧气，氧气只是在电子传递链中作为一个电子受体而起作用。

2. 氧化磷酸化　关于氧化磷酸化的机制，过去有很多假说。直到 1961 年，英国 P. Mitchell 提出了化学渗透学说，这个问题才得到了解决。Mitchell 因此荣获 1978 年诺贝尔奖。化学渗透学说的要点是（图4-24）：

（1）电子传递链的组成和分布　电子传递链的电子传递体顺序排列在线粒体的内膜上，其中很多电子传递体和线粒体内膜上的蛋白质紧密结合形成 4 个电子传递体和蛋白质的复合体。这 4 个复合体在线粒体内膜上的地位是固定的，它们除顺序传递电子外，还有 3 个起着“质子泵”的作用。这 4 个复合体分别是（图4-20，24）：

复合体Ⅰ　是 NADH－CoQ 还原酶，又称 NADH 脱氢酶，由 25 条以上的多肽链组成，含有 2 个 FMN 和至少 12 个铁硫蛋白。其作用是催化 NADH 的 2 个电子传给辅酶 Q，同时发生质子的跨膜转运，故复合体Ⅰ既是电子传递体又是质子移位体。

复合体Ⅱ　是琥珀酸－CoQ 还原酶，嵌在线粒体内膜上，含有 FAD 和 Fe－S（铁硫蛋白）两种辅基。其作用是将琥珀酸氧化脱下的 2 个电子依次经过 FAD→Fe－S 传递给 CoQ，但在这个过程中电子释放出的自由能较少，不泵出质子。

复合体Ⅲ　是 CoQ－细胞色素 c 还原酶，含有 4 个 Cytb、2 个 $Cytc_1$ 和 2 个铁硫蛋白。其作用是催化电子从辅酶 Q 传给 Cytc，同时发生质子的跨膜转运，故复合体Ⅲ也兼有电子传递体和质子移位体的双重

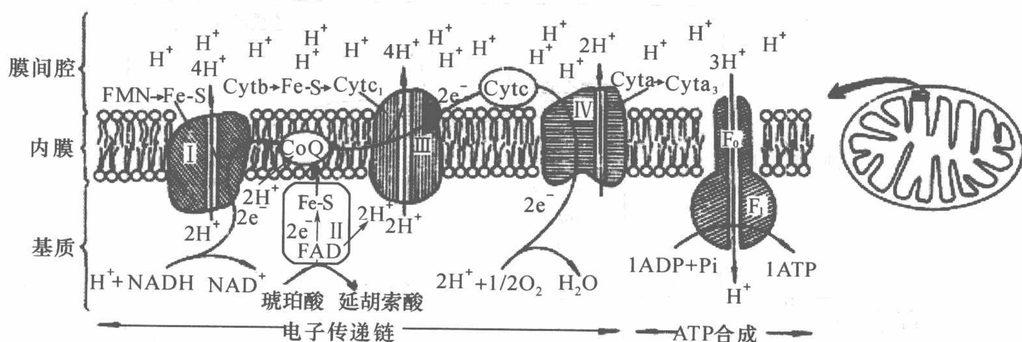


图 4-24 线粒体氧化磷酸化的化学渗透学说图解

功能。

复合体Ⅳ 是细胞色素氧化酶，含有 Cyta 和 $Cyta_3$ 及 4 个铜原子。其作用是催化电子从 Cytc 传给氧分子，同时发生质子的跨膜转运，故复合体Ⅳ同样兼有电子传递体和质子移位体的功能。

其中复合体Ⅰ、Ⅲ、Ⅳ组成 NADH 呼吸链的主要部分；复合体Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ组成 $FADH_2$ 呼吸链的主要部分。

(2)电子传递和质子的"泵"入过程 在电子从高能水平向低能水平传递的过程中，电子陆续释放能，质子泵就利用这些能将质子从线粒体基质"泵"过线粒体内膜而进入内、外膜之间的腔(简称膜间腔)中。每 2 个电子从 NADH 传递到最后的电子受体 O_2，就有 10 个质子被泵入膜间腔。由于质子不能自由透过线粒体内膜，结果膜间腔中质子的浓度高于线粒体基质，膜间腔的正电荷也强于线粒体基质，这样就形成了一个膜间腔和基质之间过线粒体内膜的一个电化学梯度，由此产生的自由能就会推动膜间腔中的质子向基质流动。

(3)质子的化学渗透和 ATP 的合成 线粒体内膜上还有另一种特殊结构，称 ATP 合成酶复合体。这一复合体的 F_0 部分埋在线粒体内膜中，F_1 部分伸入线粒体的基质中，含 9 个蛋白质亚单位，ATP 的合成就发生在这里(图 4-25)。ATP 合成酶复合体上有一个管道，质子就是从这一管道顺着电化学梯度，从膜间腔进入线粒体基质的，而在这一过程中 H^+ 所释放出的自由能用来促进 ATP 的合成。每 3 个质子穿过线粒体内膜所释放的自由能可促进一个 ATP 分子的合成。另外，每合成 1 个 ATP 从线粒体运出的同时需要 1 个 ADP 和 Pi 的运入，这样需要消耗膜间腔的 1 个质子(图 4-26，OH^- 在膜间腔会结合 1 个质子)。因此说，线粒体每合成并转出 1 个 ATP 共需要伴随 4 个质子的流入。

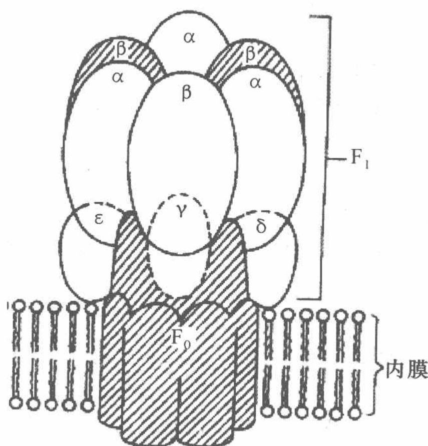


图 4-25 线粒体内膜上 ATP 合成酶复合体图解

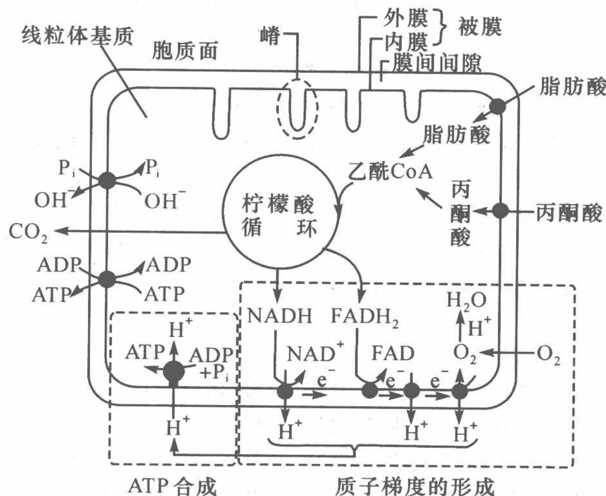


图 4-26 线粒体结构及功能示意图(图中的"●"示膜转运蛋白)

一个 NADH 分子的 2 个电子经过电子传递链后，可在膜间腔中积累 10 个质子，因而可促进约 2.5 个 ATP 分子的生成并运出；而一个 $FADH_2$ 分子的 2 个电子经过电子传递链后，只积累 6 个质子，因而只可生成并运出约 1.5 个 ATP 分子。

由此可见，ADP 磷酸化生成 ATP 的反应过程是与电子在呼吸链中传递的氧化过程相耦联的，因此将这一过程的 ADP 磷酸化称为氧化磷酸化作用。

这一过程之所以被称为化学渗透，是因为它既包括一个质子通过有选择性的线粒体内膜的过程，又包括一个化学合成，即 ADP→ATP 的过程之故。

必须指出，化学渗透过程不是线粒体独有的过程，叶绿体的类囊体也是通过化学渗透来合成 ATP 的。只是叶绿体是利用太阳光获得能量来实现化学渗透的，线粒体则是从葡萄糖（或其他能源物质）分子中获得能量的。细菌既无线粒体又无叶绿体，但细菌可利用质膜两侧的质子梯度来合成 ATP。其实，Mitchell 1961 年就是根据细菌所做的实验最早提出化学渗透学说的。

线粒体的功能及其分区可用图 4-26 来归纳。

本小节内容参考翟中和、王喜忠、丁明孝主编的《细胞生物学（第 3 版）》（高教出版社 2009 年 7 月第 4 次印刷）及潘瑞炽主编的《植物生理学（第 6 版）》（高教出版社 2008 年 12 月第 2 次印刷），请读者注意与其他参考书的不同之处。

（五）细胞有氧呼吸产生的 ATP 统计

1. ATP 数目的统计　一个葡萄糖分子经过上述的细胞呼吸全过程，共生成并运出 30 或 32 个左右的 ATP 分子。具体统计如下：

糖酵解：底物水平的磷酸化……………………………………………… 4ATP（细胞质）
　　　己糖分子活化消耗…………………………………………………… －2ATP（细胞质）
　　　产生 2NADH，经过电子传递链生成并运出 ………………………… 3 或 5ATP（线粒体）
　　　净积累………………………………………………………………… 5 或 7ATP
丙酮酸氧化脱羧：产生 2NADH（线粒体），生成并运出 ………………… （2×2.5）5ATP
柠檬酸循环：底物水平磷酸化（线粒体）…………………………………… 2ATP
　　　产生 6NADH（线粒体），可生成并运出 ………………………… （6×2.5）15ATP
　　　产生 $2FADH_2$（线粒体），可生成并运出 ………………………… （2×1.5）3ATP
总计生成并运出 ……………………………………………………………… 30 或 32ATP

1mol ATP 的高能键（每个 ATP 分子按一个高能键计）储存的能量约为 30.5kJ，30mol ATP 共储存能量约 915kJ。1mol 葡萄糖氧化共释放 2870.2kJ 能量。因而在细胞呼吸中，葡萄糖释放的能量有 915/2870，即 32％被储存于高能磷酸键中，其余主要以热能的形式散失，或用于恒温动物保持体温。所以细胞呼吸的效率和内燃机做功相比，是很高的，后者的效率一般只有 25％左右。

ATP 生成后，即穿过线粒体膜而逸出，供细胞使用，同时有同等数量的 ADP 进入线粒体中，继续供磷酸化之用。

2. 磷酸甘油环路和苹果酸一天冬氨酸环路　在糖酵解过程中产生的 2 个 NADH 分子为什么有时生成并运出 3 个而有时又生成并运出 5 个 ATP 分子呢？我们知道，糖酵解是在细胞质基质中发生的，糖酵解产生的 NADH 不能在细胞质中进行氧化磷酸化，因为氧化磷酸化只能在线粒体内膜上通过电子传递而实现。但是，线粒体内外膜对于 NADH 或 NAD^+ 都是不能透过的。解决这一问题的一个方法是通过磷酸甘油环路或苹果酸一天冬氨酸环路来实现的。

（1）磷酸甘油环路　NADH 本身不能进入线粒体，而它的电子由 3-磷酸甘油带入线粒体（图 4-27）。这样，细胞基质中产生的 1 个 NADH 实际上只能形成 1.5 分子 ATP。也就是说，通过这一过程每运输 2 个电子，需要消耗相当于 1 个 ATP 分子的能量。磷酸甘油环路主要发生在骨骼肌和神经细胞中。

（2）苹果酸一天冬氨酸环路　在心脏和肝、肾等细胞中，细胞质 NADH 的运输不是通过磷酸甘油环路，而是通过苹果酸一天冬氨酸环路来实现的（图 4-27）。苹果酸容易穿越线粒体内外膜而进入线粒体基质，在这里苹果酸放出电子而成草酰乙酸。草酰乙酸不能穿过线粒体膜，它必须转变为天冬氨酸才能穿过线粒体膜进入细胞质。在细胞质中天冬氨酸又可经草酰乙酸再转变为苹果酸，重复这一环路。这一环路和磷酸甘油环路不同，NADH 中电子的运输不需要耗能，而是与细胞质和线粒体基质中 $NADH/NAD^+$ 的比值有关。

如果细胞质中 NADH/NAD^+ 的比值高于线粒体基质，电子就能进入线粒体基质。因此，通过苹果酸一天冬氨酸环路运输的每 1 分子细胞质的 NADH 最终还是可以促进 2.5 个 ATP 分子的生成并运出。

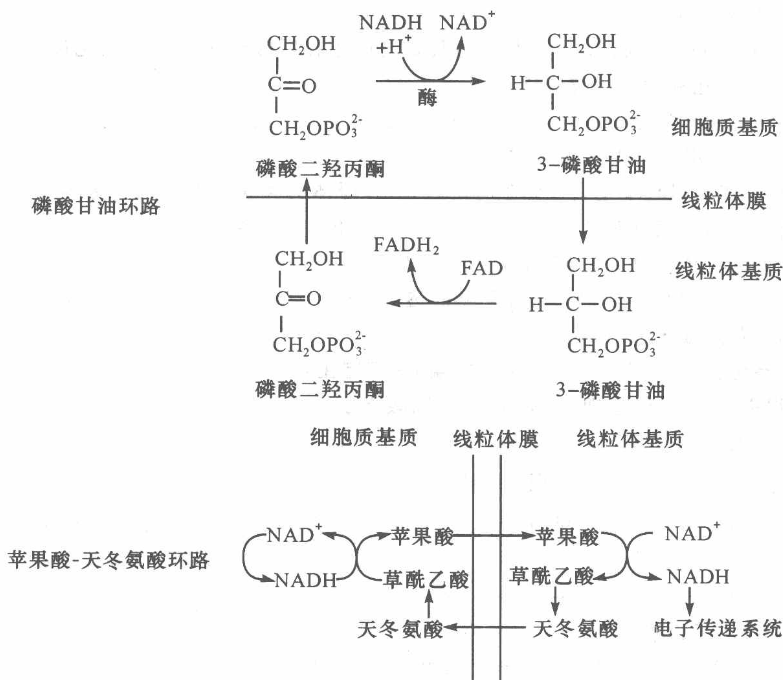


图 4-27　磷酸甘油环路和苹果酸一天冬氨酸环路

所以 1 个葡萄糖分子经细胞呼吸产生并运到细胞溶胶中的 ATP 总数，可以是 30 个，也可以是 32 个，随所在组织的不同而有差异。

(六)原核细胞的有氧呼吸

原核细胞的有氧呼吸过程与真核细胞的相同，就是柠檬酸循环和呼吸链的场所有所不同。如以葡萄糖为底物的有氧呼吸，只是呼吸链在原核细胞的质膜上；柠檬酸循环在原核细胞质的基质中进行。

二、细胞无氧呼吸和发酵

在有机物氧化分解过程中，不利用 O_2 而利用其他无机物或有机物作为呼吸链末端的最终电子受体的细胞呼吸，称为细胞无氧呼吸或无氧途径，这是各种细胞生物在缺氧条件下都能进行的一种呼吸作用方式。以无机氧化态物质(不是氧气)作为呼吸链电子最终受体的无氧呼吸过程与有氧呼吸过程类同，主要只在于呼吸链的最终电子受体不同，产生 ATP 的途径同样有底物水平磷酸化和氧化磷酸化两种方式，释放的能量产生的 ATP 也很多。微生物细胞发酵是其底物氧化释放的电子没有经过呼吸链的传递，而是由 NADH 直接传给细胞呼吸的某种中间产物如丙酮酸或乙醛等，因而底物的氧化不彻底，产生 ATP 只有底物水平磷酸化途径，因此产生的 ATP 较少。通常也将发酵归属于细胞无氧呼吸。

(一)微生物的无氧呼吸

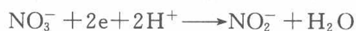
1. 无机盐呼吸

以外源无机氧化态物质作为呼吸链末端电子受体的无氧呼吸称为无机盐呼吸。作为呼吸链最终电子受体的外源无机氧化态物质常见的有 NO_3^-、NO_2^-、SO_4^{2-}、CO_2、Fe^{3+} 等。根据用作呼吸链最终电子受体的化合物种类不同而区分为多种类型的无氧呼吸，如以 NO_3^- 为末端氢(电子)受体的是硝酸盐呼吸，以 SO_4^{2-} 为末端氢(电子)受体的是硫酸盐呼吸，还有分别以 S、Fe^{3+}、CO_2 和 HCO_3^- 为末端氢(电子)受体的硫呼吸、铁呼吸、碳酸盐呼吸等。

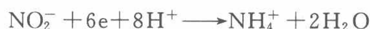
(1)硝酸盐呼吸　其过程的实质是硝酸盐的还原过程，硝酸盐还原有同化性和异化性还原之分。

硝酸盐的同化性还原发生在很多细菌、真菌以及植物细胞中，它们具有还原硝态氮为氨态氮并进一步

为有机态氮($R-NH_2$)的能力，这为同化性硝酸盐还原。例如，以 NO_3^- 为最终电子受体的硝酸细菌和亚硝酸细菌，无氧呼吸时底物的氧化及电子传递链与有氧呼吸基本一样，只是最终电子受体不是 O_2，而是 NO_3^- 和 NO_2^- 而已，即：



$$NO_3^- + 2e + 2H^+ \longrightarrow NO_2^- + H_2O$$



$$NO_2^- + 6e + 8H^+ \longrightarrow NH_4^+ + 2H_2O$$

如硝酸细菌：$C_{16}H_{12}O_6 + 12NO_3^- \longrightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 12NO_2^-$

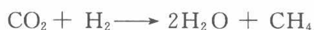
硝酸盐的异化性还原又称反硝化作用，它是将 NO_3^- 还原成 $NO_2^- \to NO^- \to N_2O \to N_2$ 的过程。反硝化作用发生在硝酸盐存在的土壤、水体、淤泥和废物处理系统等厌氧生境中。反硝化作用在农业上是不利的，但没有反硝化作用，氮素循环就会中断；水生性反硝化细菌对于消除水体中过多的硝态氮，减少水体富营养化具有重要作用。能进行反硝化作用的细菌很多，如地衣芽孢杆菌、铜绿假单胞菌等，它们统称为反硝化细菌，都是兼性厌氧的。

(2)硫酸盐呼吸　又称反硫化作用，这类微生物多为专性厌氧型，如普通脱硫弧菌的呼吸底物通常是乳酸：



$$2CH_3CHOHCOOH(乳酸) + H_2SO_4 \longrightarrow 2CH_3COOH(乙酸) + 2CO_2 + 2H_2O + H_2S$$

(3)碳酸盐呼吸　又称甲烷生成作用，产甲烷细菌是专性厌氧型菌，分布很广，它们利用氢气、甲醇、甲酸、乙醇和乙酸等为原料，以 CO_2 为电子受体和氢的受体，将 CO_2 还原成甲烷，如：



$$CO_2 + H_2 \longrightarrow 2H_2O + CH_4$$



$$4CH_3OH \longrightarrow CO_2 + 2H_2O + 3CH_4$$



$$CH_3CH_2OH + CO_2 \longrightarrow 2CH_3COOH + CH_4$$



$$CH_3COOH \longrightarrow CO_2 + CH_4$$

2. 有机物呼吸

以外源有机氧化态物质作为呼吸链末端电子受体的无氧呼吸称为有机物呼吸。有多种细菌在无氧环境中以其延胡索酸作为末端电子和氢的受体而被还原成琥珀酸。近年来又发现了能在无氧条件下利用甘氨酸、氧化三甲胺等有机物作为电子和氢受体的细菌。

(二)微生物发酵

1. 发酵的概念

微生物在无氧等外源氢受体的条件下，底物氧化脱氢后产生的[H]未经呼吸链传递而直接交给某一内源性中间代谢产物并使之还原，以实现底物水平磷酸化产生 ATP 的过程称为发酵。因此，发酵过程中没有氧化磷酸化产生 ATP 的过程。而广义的发酵是指利用微生物在无氧或有氧条件下，生产菌体或有用代谢产物的一种生产方式。

2. 发酵的类型

葡萄糖在厌氧条件下分解产生丙酮酸和能量的途径主要有 EMP(糖酵解)途径、HMP 途径(磷酸戊糖途径)、ED 途径(称 2-酮-3-脱氧-6-磷酸葡萄糖酸裂解途径)和 PK 途径(称为磷酸酮解酶途径)。其中 EMP 途径已在细胞有氧呼吸中已介绍过，HMP 途径将在下一个内容中介绍。

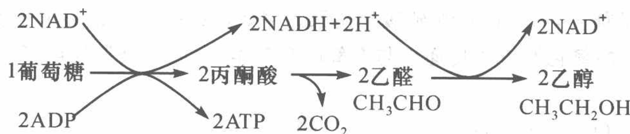
在上述 4 条途径中均有 NADH 或 NADPH 的产生，但产生的量并不多；若不及时使它们氧化再生，葡萄糖分解产能将会中断；这样，微生物就以葡萄糖分解过程中形成的各种中间产物为氢(电子)受体来接受 NADPH 或 NADH 的氢(电子)，于是产生了各种各样的发酵产物。

根据发酵产物的种类，发酵的类型有乙醇发酵、乳酸发酵、丙酸和琥珀酸发酵、丁酸发酵、丙酮－丁醇发酵、混合酸与丁二酸发酵、丁二醇发酵以及乙酸发酵等。以下重点介绍乙醇发酵和乳酸发酵。

3. 乙醇发酵

可分为酵母型和细菌型乙醇发酵两个类型。酵母型乙醇发酵的微生物主要是酵母菌，如酿酒酵母；少数细菌也能进行酵母型乙醇发酵。

(1)酵母型乙醇发酵　首先都要经过 EMP 途径产生丙酮酸，在此基础上，不同的条件有不同的具体途径和副产物。如果在 pH3.5～4.5 以及厌氧的条件下，便产生乙醇和 CO_2，这是工业上利用酵母的酒精发酵途径。简单地说，这个途径就是葡萄糖经糖酵解而生成丙酮酸，丙酮酸脱羧放出 CO_2 同时产生乙醛，乙醛接受电子和 H^+ 而被还原成酒精，即：



如果在培养基中加入 $NaHSO_3$(3%),便有甘油产生。

如果在弱碱(pH>7.5)条件下,其产物是甘油、乙醇、乙酸和 CO_2。

(2)细菌型乙醇发酵 只有发酵单胞菌和厌氧发酵单胞菌等少数细菌能够进行。但是这种发酵是通过ED途径分解葡萄糖为丙酮酸,然后再生成乙醇的。许多乳酸菌和肠道细菌也能发酵葡萄糖经丙酮酸产生乙醇,但在丙酮酸到乙醇的具体途径与单胞菌不同。

4.乳酸发酵

乳酸细菌能发酵葡萄糖产生乳酸,其中大多数是乳杆菌属的细菌。乳酸发酵有同型和异型之分。

(1)同型乳酸发酵 是指由葡萄糖经 EMP 途径生成的丙酮酸,直接作为受氢体被 $NADH+H^+$ 还原而全部生成乳酸的一种发酵,如乳酸乳球菌、植物乳杆菌等。即:

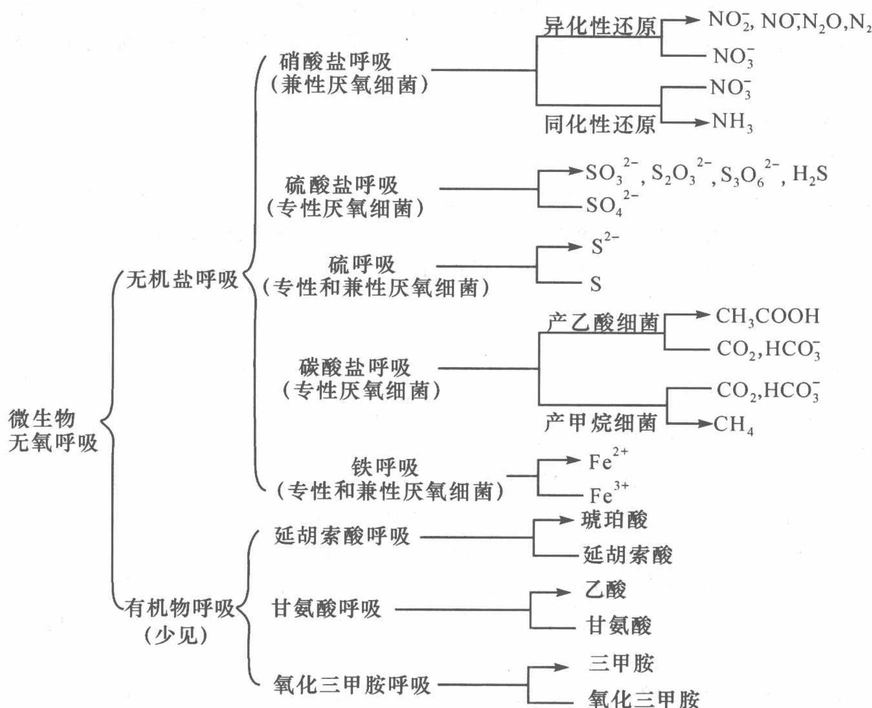


(2)异型乳酸发酵 是指发酵终产物除了乳酸外还有一些乙醇(或乙酸)和 CO_2 等的发酵,如短乳杆菌的发酵。这种发酵以 HMP(或 PK)途径为基础,产能较同型的低。总反应式为:



$$C_6H_{12}O_6 + ADP + Pi \longrightarrow CH_3CHOHCOOH + CH_3CH_2OH + CO_2 + ATP$$

微生物的无氧呼吸总结如下:



(三)高等生物的无氧呼吸

1.植物无氧呼吸

植物无氧呼吸一般可产生乙醇,具体途径与酵母型乙醇发酵相同;马铃薯块茎无氧呼吸产生的却是乳酸。

2.动物无氧呼吸

动物无氧呼吸产生乳酸，具体过程与同型乳酸发酵一样。人在激烈运动时，氧气一时供应不足，葡萄糖酵解产生的丙酮酸不能氧化脱羧，因而不能进入三羧酸循环，这时丙酮酸就进入乳酸发酵途径。

酵母型乙醇发酵和同型乳酸发酵图解如图4-28所示：在丙酮酸转化为酒精或转化为乳酸的过程中都不发生可利用的能的释放，酒精和乳酸分子中都还保存着相当多的能量，所以，在这两种发酵过程中，一个葡萄糖分子只能产生2个ATP分子。这就是说，如果要产生相同数量的ATP分子，无氧发酵所消耗的葡萄糖分子数将为有氧呼吸的15或16倍（30或32ATP÷2ATP）。

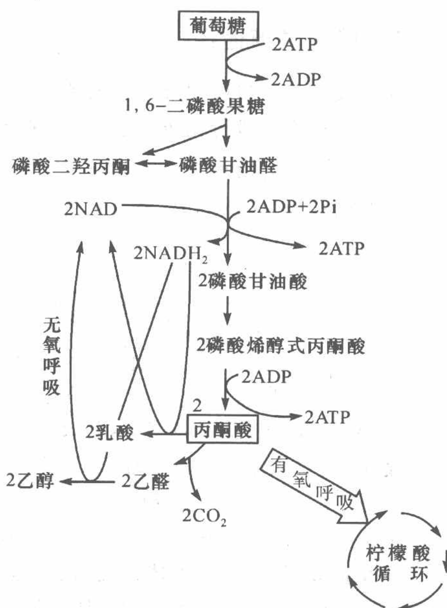


图4-28　酒精和乳酸发酵与有氧呼吸的关系简图

因此，肌细胞总是贮存着丰富的糖原，以便在O_2供应不及时应付紧急需要。肌细胞激烈运动产生的乳酸使血液变酸，这就会有效刺激呼吸中枢，使呼吸运动加快以获得更多的O_2。乳酸进入肝细胞，在肝细胞中氧化成丙酮酸从而就可进入柠檬酸循环，或重新合成葡萄糖。

肌细胞将丙酮酸还原成乳酸这一过程产生的NAD^+则可用来保证糖酵解过程中3-磷酸甘油醛的氧化和磷酸化。这是有氧呼吸的动物进行乳酸发酵的一个重要作用：保证NAD^+供应就保证了糖酵解的进行，因而就赢得了时间以等待O_2的到来。人在激烈运动后要继续喘气，这是在偿还“氧债”，消耗NADH，以使积存的乳酸转变为丙酮酸。

微生物的细胞呼吸可分为好氧型、厌氧型和兼性厌氧型。在有氧气条件下，兼性厌氧微生物终止厌氧发酵而转向有氧呼吸，这种有氧呼吸抑制无氧发酵的现象称为巴斯德效应。

（四）无氧呼吸和发酵的意义

无氧呼吸或发酵是地球早期生物细胞的唯一呼吸方式，至今地球上细胞生物都仍然保留着这种呼吸的能力。只是有的生物只能以无氧呼吸作为唯一的呼吸方式，如乳酸菌、蛔虫等，这类生物被称为专性厌氧型生物。有的生物是进行有氧呼吸的，但也可以在短期内以无氧呼吸作为有氧呼吸供能不足的补充，如水稻、人等大多数生物，这类生物被称为需氧型生物。还有少数生物如酵母菌等，在有氧条件下进行有氧呼吸，在缺氧条件下也能够以无氧呼吸作为唯一的一种供能途径，这类生物被称为兼性厌氧型生物。

无氧呼吸的效率虽然远比有氧呼吸要低，但对于厌氧型生物来说却是提供生命活动所需能量的唯一途径；对于需氧型生物来说，无氧呼吸虽然不能作为生命活动所需能量的唯一或主要供能途径，但也是一种在有氧呼吸供能不足时的短时期的必要补充，因而提高了需氧型生物的生存能力。

综上所述，细胞呼吸类型及其比较归纳为表4-5。

表4-5　细胞呼吸类型及其比较（假如呼吸底物是葡萄糖）

呼吸类型		电子最终受体	最终产物	电子经过呼吸链	呼吸放能	代表生物
有氧呼吸		O_2	CO_2、H_2O	有	多	人、玉米等大多数生物
无氧呼吸	无机盐呼吸	无机物（非O_2）	CO_2、还原态无机物	有	多	甲烷细菌、硝酸细菌、反硝化细菌、真菌、植物
	有机物呼吸	氧化态有机小分子	还原态有机物	有	多	某些兼性厌氧细菌
发　酵		氧化态有机小分子	还原态有机物，可能还有CO_2	无	很少	酵母菌、乳酸菌、真菌、植物、动物

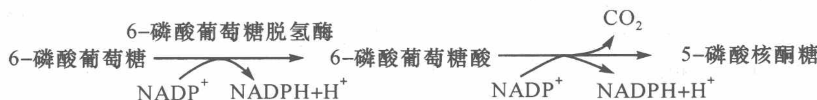
三、磷酸戊糖途径

磷酸戊糖途径(HMP途径),又称磷酸葡萄糖代谢支路,这一代谢途径在动物的肝脏、骨髓、脂肪组织及红细胞等组织中进行比较旺盛,也存在于植物组织和多种微生物细胞中。

(一)磷酸戊糖途径

其具体代谢过程可以分为氧化与非氧化两个阶段,见图4-29。

1.氧化阶段过程



2.非氧化阶段过程 在这一过程中,5-磷酸核糖再经一系列化学反应又可转变成糖酵解和有氧氧化的中间产物,如甘油醛-3-磷酸等,这样又与糖酵解和有氧氧化相衔接而进一步进行代谢;也可以重新形成6-磷酸葡萄糖,进入新一轮的循环。如果6个6-磷酸葡萄糖分子参与循环,最终只能产生5个6-磷酸葡萄糖分子,如图4-29所示,其总反应如下:



6(6-磷酸葡萄糖)+ 6 O_2 ⟶5(6-磷酸葡萄糖)+ 6CO_2 + 5H_2O + H_3PO_4

这里需要说明一下,上述过程的氧化阶段已经被证实,而非氧化阶段的上述过程实际上也许会更复杂一些,并且在不同生物细胞中的具体途径可能会有差异。

(二)磷酸戊糖途径的特点及意义

磷酸戊糖途径的主要特点是葡萄糖直接脱氢和脱羧,不必经过酵解途径和三羧酸循环。在整个反应过程中,脱氢酶的辅酶是 $NADP^+$ 而不是 NAD^+。

磷酸戊糖途径中的多种中间产物与糖酵解、三羧酸循环、脂类代谢等代谢有着直接的关系;同时也增加了糖代谢的多样性,因而增强了生物对环境的适应能力。

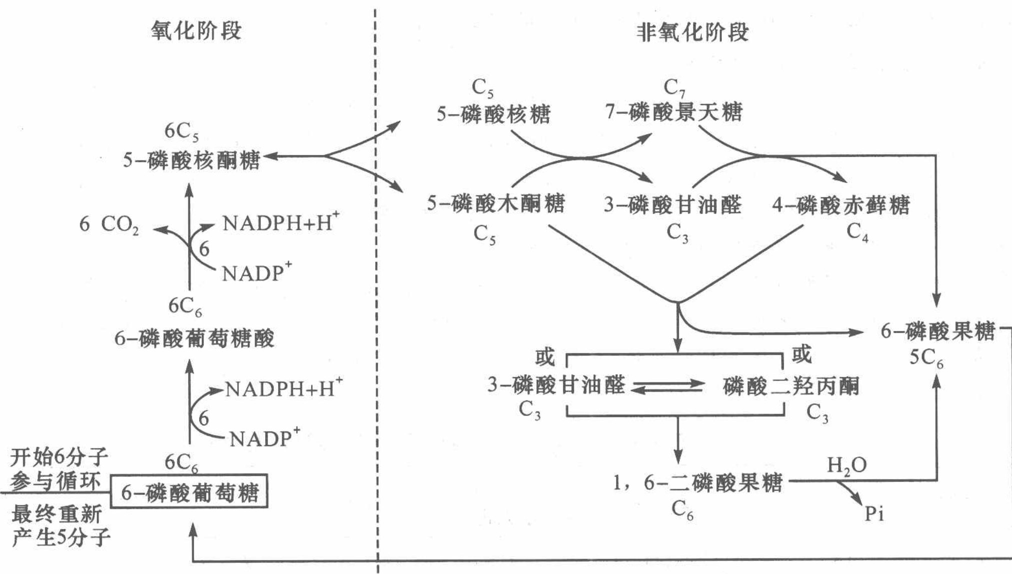


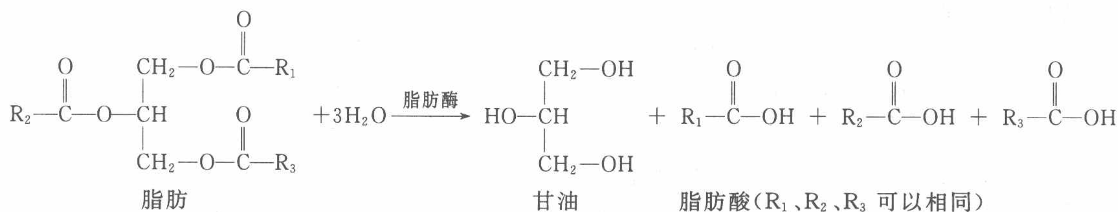
图4-29 磷酸戊糖循环途径

四、其他营养物质的氧化

其他营养物质还有很多,如蔗糖、乳糖和糖蛋白水解产生的果糖、半乳糖和甘露糖等糖类物质,脂肪和蛋白质等多种营养物质都可以作为能源物质,进行氧化供能。其中,果糖、半乳糖和甘露糖都能通过转变产生糖酵解途径的中间产物而进入酵解途径进行氧化。以下介绍脂肪和蛋白质的氧化。

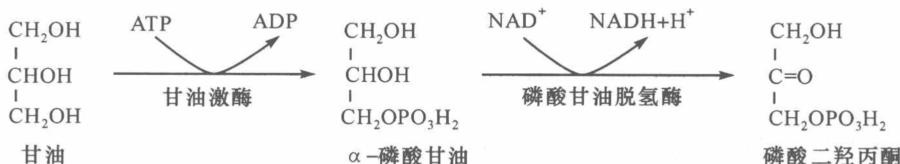
（一）脂肪的氧化

1. 脂肪的水解反应 脂肪的水解反应既可发生在细胞质中，也可发生在动物消化道中。



2. 甘油的氧化分解

(1)甘油→磷酸二羟丙酮发生在细胞质基质中。



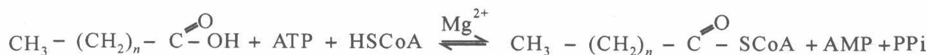
(2)磷酸二羟丙酮是糖酵解过程中的一个中间产物，它可以沿糖酵解途径继续氧化分解。

3. 脂肪酸的氧化 脂肪酸氧化有 α-氧化、β-氧化和 ω-氧化等方式，其中的 β-氧化是脂肪酸氧化的最主要途径。

(1)脂肪酸的 β-氧化

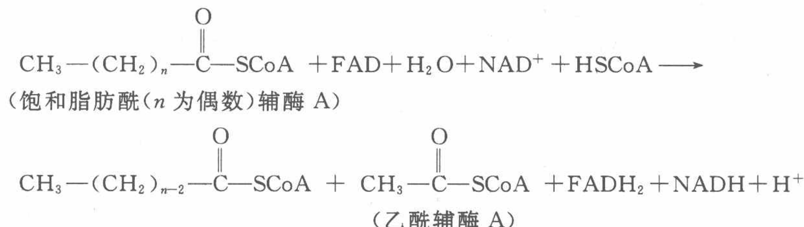
①乙酰辅酶 A 的产生 先由脂肪酸与辅酶 A 反应生成脂酰辅酶 A，然后脂酰辅酶 A 经 β-氧化生成乙酰辅酶 A。

脂酰辅酶 A 的产生：在细胞质基质中，脂肪酸与辅酶 A 反应生成脂酰辅酶 A，这一反应是由线粒体外膜上的脂酰辅酶 A 合成酶等催化发生的：



10 碳以下的脂酰辅酶 A 可容易地透过线粒体内外膜，长链脂酰辅酶 A 必须由肉毒碱及其相关的酶的帮助转移才能从细胞质基质进入线粒体基质中。

脂酰辅酶 A 的 β-氧化：在哺乳动物细胞中的 β-氧化发生在线粒体和过氧化物酶体内，各占脂肪酸氧化的 75%～50% 和 25%～50%；在酵母菌和植物细胞中，这种反应仅存在于过氧化物酶体(包括乙醛酸循环体)内。



脂酰辅酶 A 发生一次 β-氧化产生 1 个乙酰辅酶 A 分子，先后要经过氧化脱氢(受氢体是 FAD)、水化、氧化脱氢(受氢体是 NAD^+)和硫解等重要反应步骤。即脂酰辅酶 A 一次 β-氧化，生成 1 个乙酰辅酶 A 分子的同时就可生成 1 分子 $FADH_2$ 和 1 分子 $NADH + H^+$，进入呼吸链各产生 1.5 和 2.5 个 ATP 分子，共 4 个 ATP 分子。

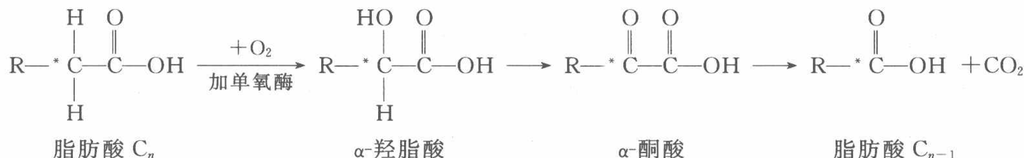
偶数碳链脂酰 CoA 的 β-氧化产物都是乙酰 CoA。自然界中也存在极少数的脂肪酸碳链是奇数的，同样也能发生 β-氧化，但降解到最后是一个丙酰 CoA。丙酰 CoA 能在酶的作用下转变成琥珀酰 CoA 进入柠檬酸循环。

②乙酰 CoA 进入三羧酸循环继续氧化分解 具体见本章第六节的“细胞有氧呼吸”。

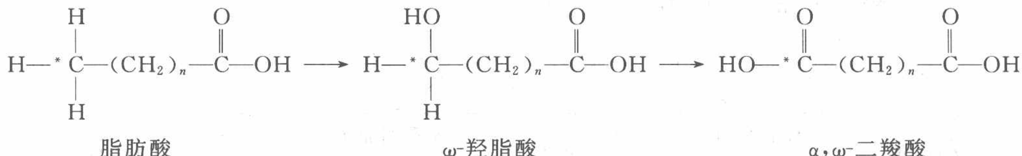
不饱和脂肪酸的氧化分解与上述饱和脂肪酸的氧化分解基本相同，也要先经过相应步骤氧化产生乙酰

CoA 才能进入三羧酸循环。

(2)脂肪酸的其他氧化途径 某些细胞还可以进行 α-氧化和 ω-氧化等。α-氧化每进行一次脱去一个羧基，其基本过程是：



脂肪酸的末端甲基碳称为 ω 位，脂肪酸经 ω-氧化生成 ω-羟脂酸，然后再氧化生成 α，ω-二羧酸，再进行 β-氧化。ω-氧化的基本过程是：



脂肪是细胞中十分重要的能源物质，它们的还原程度比糖类高。1g 脂肪贮存的能量有 37.7kJ，是 1g 葡萄糖或 1g 氨基酸贮存能量(约 16.4kJ)的 2 倍多；氧化产生的水也更多，这对于生活在干旱地区的生物来说很有意义。另外，由于脂肪比糖类更不溶于水，因而更有利于其他相应物质转化为脂肪而被大量贮存。很多动物越冬前“上膘”，身体变肥胖，就是贮存脂肪以备越冬之用(脂肪也有很好的绝缘御寒作用)。动物饥饿或动物冬眠和鸟类迁徙时所用的能源物质几乎全部来自脂肪。当动物摄取能量不足，不能满足能量需要时，将动员贮于脂肪组织细胞中的脂肪分子。脂肪动员过程中，限速步骤是水解脂肪的特异性酶，饥饿时这种酶的活性增加。

(二)蛋白质的氧化

蛋白质的氧化是先进行蛋白质水解产生氨基酸，在氨基酸的基础上进行氧化分解。具体过程见本章第十一节“蛋白质代谢”。

五、能的利用

呼吸作用释放出来的能量用于细胞的各种生命活动过程。细胞呼吸产生的能除约 32%～34% 供生命活动所需外，其余约 67% 均变为热能而散失(恒温动物可利用热能来维持体温)。

ATP 是细胞内最主要的可直接供能的物质。当生物需要能量时，如生物发光、生物合成、肌肉收缩、吸收和分泌等过程的进行，就可使 ATP 分解成 ADP 和 Pi，并将其所含的能量放出供给使用。在呼吸作用过程中，有机物质的能量被释放，又可使 ADP 和 Pi 再生成 ATP。由此可知，ATP－ADP 体系具有转移、贮存及供应高能磷酸键的作用，并且 ATP 也可视为联系新陈代谢过程中的异化作用和同化作用之间生命活动的重要物质，如图 4-30。

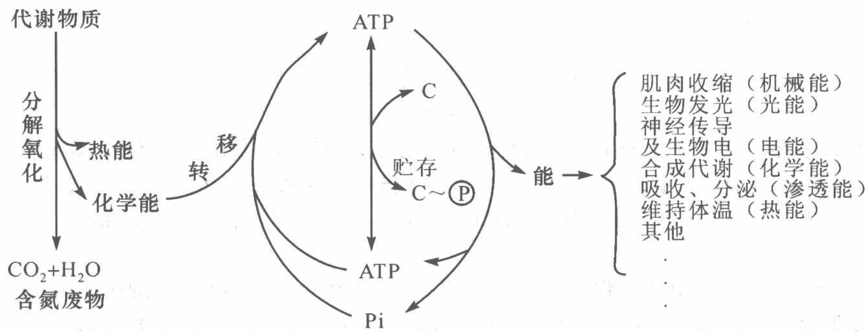


图 4-30 动物体内能量的转移、贮存和利用图解

此外，在肌细胞中 ATP 如果过多时，可将其末端磷酸基转移给肌酸而生成磷酸肌酸。磷酸肌酸为能量的贮存形式，但不能直接供能。当机体消耗 ATP 过多而 ADP 增多时，磷酸肌酸把高能磷酸键转给 ADP 而

生成 ATP,再供应生理活动之需。其反应如下：



ATP + C(肌酸)⇌ADP + C～Ⓟ(磷酸肌酸)

六、影响细胞呼吸的因素

(一)呼吸速率和呼吸商

呼吸速率指是在单位原生质和单位时间内呼吸作用所释放二氧化碳的量或消耗氧气的量。呼吸商是表示呼吸底物的性质和氧气供应状态的一种指标。细胞呼吸产生的 CO_2 和消耗的 O_2 的分子数比(CO_2/O_2)称为呼吸商(简称 RQ),即：

$$RQ=\frac{\text{放出 } CO_2 \text{ 分子数}}{\text{吸收 } O_2 \text{ 分子数}}$$

不同的呼吸底物有不同的呼吸商。例如,糖类 $RQ\approx1$,葡萄糖的 $RQ=1$,而油酸($C_{18}H_{34}O_2$)和一般脂肪酸的 RQ 约为 0.71,蛋白质的 RQ 约为 0.80。根据测得的 RQ 值,可以粗略判断细胞在利用何种物质作为呼吸作用的底物。脂肪的 RQ 最小,它所含化学能最多,作为细胞或生物体贮存能量最为适宜。

(二)生物内部因素对呼吸速率的影响

不同的生物细胞、同一生物体的不同组织细胞以及同一细胞的不同生理状态下的呼吸速率都有可能不同。一般地说,凡是生长、繁殖和代谢旺盛的细胞呼吸速率都较大;在同一类生物中,个体越小呼吸速率都较大。

(三)外界条件对呼吸速率的影响

各种外界条件对呼吸速率的影响都可以分为三个基点:最低、最适和最高。一种条件的三基点可因其他内外因素的变化而变动。

①温度主要是通过影响酶的活性来影响呼吸速率,多数生物细胞的最适温度是 25～35℃。②氧气是有氧呼吸的必要条件,但氧气也是专性厌氧型生物的有毒物质。③实验证明,在二氧化碳的体积浓度升高到 1%～10%以上时,呼吸作用明显被抑制。④机械损伤也能显著加快组织细胞的呼吸速率,因为机械损伤会使本来在结构上隔离的氧化酶与其底物相遇,同时也可能使某些细胞恢复分裂能力以修补伤口。

第七节　光合作用

一、光合作用概述

光合作用是绿色细胞将太阳光能转换为有机物化学能的过程。光合作用为异养生物提供食物和氧气,因而也是异养生物赖以生存的基础。因此,光合作用是地球上发生规模极其宏伟的过程。

(一)研究历史

1. 植物体的原材料来自土壤　公元前 3 世纪,古希腊学者亚里士多德曾经提出,植物生长在土壤中,土壤是构成植物体的原材料。这一观点长期被奉为经典,直到 17 世纪初布鲁塞尔的医生 van Helmont 做了一个简单而有意义的试验,才把这个观点推翻了。

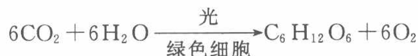
2. 植物体的原材料从水中获得　Van Helmont 将一株 2.3kg 重的小柳树种在重 90.8kg 的干土中,用雨水浇灌 5 年,小柳树长成重 76.7kg 的植株,而土壤重量只比试验开始时减少 57g。他由此得出结论,即植物是从水中取得生长所需的物质的。现在看来,他只说对了一半。直到一百多年后,一批科学家的工作才补充了另一半。

3. 植物能产生氧气　1772 年,英国化学家 Joseph Priestley 报道,在密闭器中蜡烛燃烧污染了空气,使放于其中的小鼠窒息;但若在密闭器中,同时放入一枝薄荷,小鼠生命就可得到挽救。他的结论是,植物能净化空气。但是他未注意到,植物净化空气需要照光,所以他的试验有时成功(照光),有时则失败(不照光)。

4. 植物光合作用需要阳光　1779 年,荷兰医生 Jan Ingenhousz 才确定植物净化空气是依赖于光的。

5. 植物光合作用的能量和物质条件的确立以及光合作用反应式的建立　1782 年,日内瓦牧师 J. Sene-

bier 证明，植物在照光时吸收 CO_2 并释放 O_2。1804 年，N. T. de Saussure 发现，植物光合作用后增加的重量大于 CO_2 吸收和 O_2 释放所引起的重量变化，他认为这是由于水参与了光合作用。这一结论可说是在新的水平上证实了 van Helmont 的观点。而在此前 8 年，即 1796 年，Jan Ingonhousz 就曾提出，植物在光合作用中所吸收的 CO_2 中的碳构成有机物的组成成分。至此，柳树生长之谜才算完全解决，即柳树的有机物是由 H_2O 和 CO_2 在光合作用中合成的，光合作用的产物保证了柳树的生长。当然，矿物质的吸收也是必不可少的。1864 年 J. Sachs 观察到照光的叶绿体中有淀粉的积累，显然这是由光合作用产生的葡萄糖合成的。至此，人们对光合作用的认识可用下式表示：

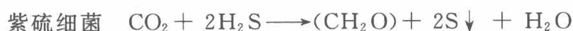


$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{绿色细胞}]{\text{光}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

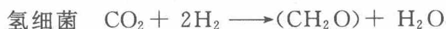
20 世纪 30 年代，van Niel 比较了不同生物的光合作用过程，发现它们有共同之处，例如：



$$\text{绿色植物}\quad CO_2 + 2H_2O \longrightarrow (CH_2O) + O_2 + H_2O$$



$$\text{紫硫细菌}\quad CO_2 + 2H_2S \longrightarrow (CH_2O) + 2S\downarrow + H_2O$$



$$\text{氢细菌}\quad CO_2 + 2H_2 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O$$

因此，对于生物界来说他提出了光合作用的通式为：



$$CO_2 + 2H_2A \longrightarrow (CH_2O) + 2A + H_2O$$

氢受体　氢供体　还原态受体　氧化态供体

H_2A 可以是 H_2O，也可以是 H_2S 或 H_2。可见，van Niel 的研究已经科学地预见到，绿色植物光合作用中产生的 O_2，是来自 H_2O 的。

6. 希尔反应及其意义　1937 年希尔(R. Hill)从细胞中分离出叶绿体，他发现，在电子受体，如铁氰化物或染料亚甲蓝(氧化时蓝色，还原时绿色)存在的条件下，给分离的叶绿体照光，叶绿体在没有 CO_2(和 $NADP^+$)存在的条件下就能放出 O_2，同时使电子受体还原。这一实验有力地证明，光合作用产生的 O_2 不是来自 CO_2，而只可能来自 H_2O。更有意义的是，这一发现将光合作用区分为 2 个阶段：第一阶段为光诱导的电子传递以及水的光解和 O_2 的释放，这一过程又称为希尔反应；这一阶段之后才是 CO_2 的还原和有机物的形成，这第二阶段是不需要光的。希尔反应式为：



$$H_2O + A \xrightarrow{\text{光}} AH_2 + \frac{1}{2}O_2$$

水(供氢体)　电子受体　还原电子受体　　氧

20 世纪 40 年代初，有人做同位素实验，即供给植物含同位素 ^{18}O 的水($H_2{}^{18}O$)，供给 $C^{16}O_2$，结果植物光合作用初始产生的氧为 $^{18}O_2$；如果供给植物的水是正常的 $H_2{}^{16}O$，供给植物的二氧化碳是 $C^{18}O_2$，植物初始产生的氧则是 $^{16}O_2$，这一权威性实验证明了 van Niel 和希尔的科学预见，即光合作用产生的 O_2 不是来自 CO_2，而是来自 H_2O 的。因此，光合作用通式应该更合理地写为：



$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow[\text{绿色细胞}]{\text{光}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$

(二)光合色素的类型

高等植物叶绿体的类囊体薄膜上分布有与光合作用有关的主要色素是叶绿素类和类胡萝卜素类；在藻类植物中含有叶绿素类和类胡萝卜素类、藻胆类色素，其结构如图 4-31 所示。

原核生物光合色素主要有叶绿素、菌绿素以及辅助色素(类胡萝卜素和藻胆素)等。蓝细菌依靠叶绿素进行光合作用，与高等植物叶绿体一样，也含有 P_{680} 和 P_{700} 的叶绿素 a 分子。

1. 叶绿素类

(1)种类和分子结构　叶绿素中有叶绿素 a、b、c、d 四种。在所有放氧的光合生物中均含有叶绿素 a；叶绿素 b 在高等植物(种子植物、蕨类、苔藓)以及绿藻和裸藻中均含有；叶绿素 c 存在于硅藻、鞭毛甲藻和褐藻中；叶绿素 d 存在于红藻中。这四种叶绿素基本结构都相同，即都是由一个四吡咯组成的卟啉环头和一个叶醇基的尾巴组成的，它们的不同之处仅是在卟啉环上的取代基有差异(图 4-31A)。卟啉环是亲水的，它的中央有一个镁原子；叶醇基的尾却是亲脂的。因此整个叶绿素分子是不溶于水，但溶于酒精、丙酮、乙醚等有机溶剂。

叶绿素的 Mg^{2+} 被 H^+ 取代而成为脱镁叶绿素，被 Cu^{2+} 取代而成为铜代叶绿素。

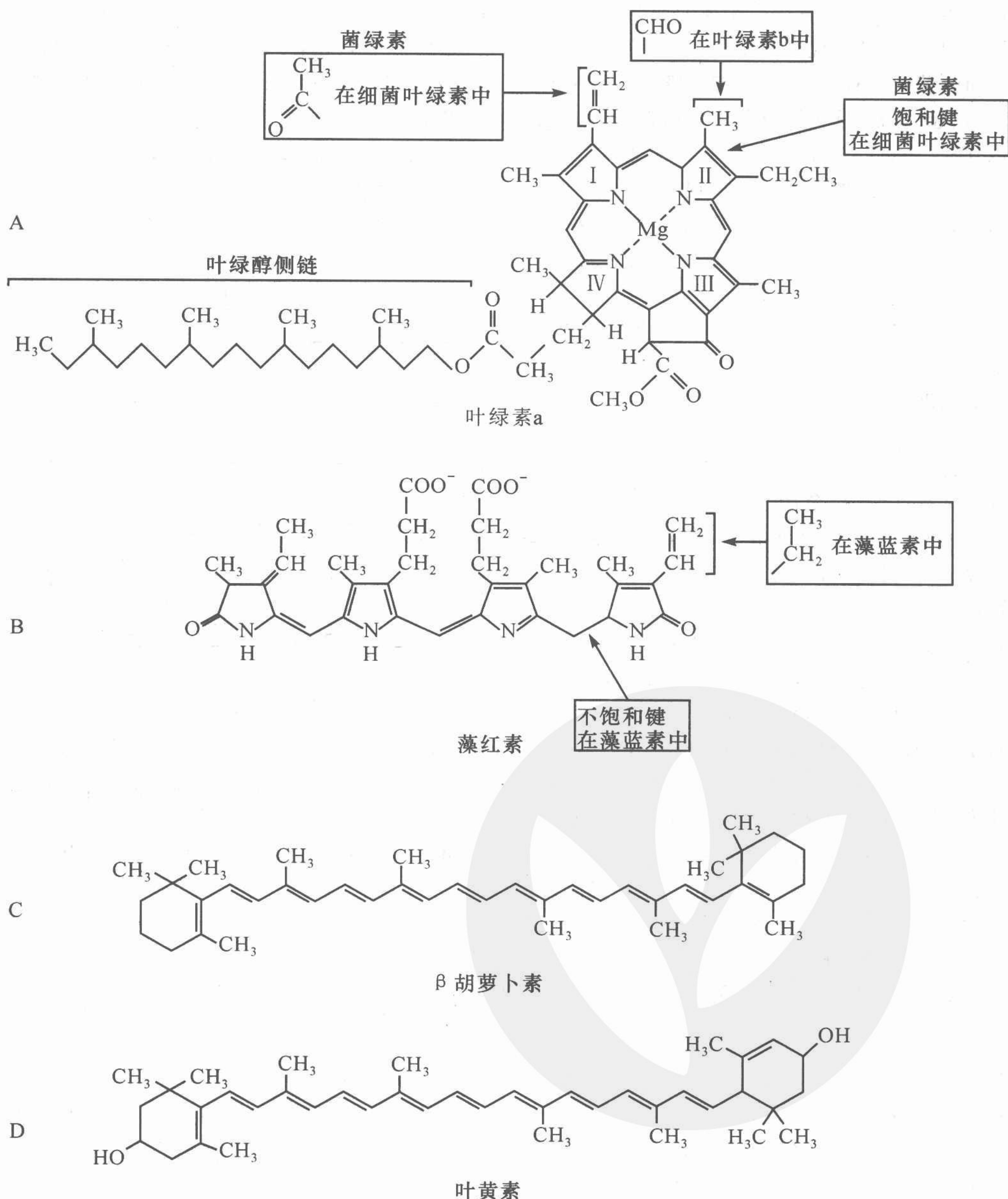


图 4-31　光合色素的结构

(2)吸收光谱、作用光谱和荧光　叶绿素 a、b 在可见光区(400～700nm)有两个吸收高峰(图 4-32):一在蓝光区(450nm),它为所有卟啉化合物所共有;另一在红光区(650～700nm),它为叶绿素所特有。而光合色素的作用光谱是指不同波长的光所引起的光合作用的强度,它可以用氧的释放量作为指标。通过比较吸收光谱和作用光谱,可以推测出各种色素对光合作用的贡献大小。叶绿素 a 或藻胆素吸收光谱和作用光谱是一致的,说明它们对光合作用贡献大。同时,叶绿素在照光时可以发出荧光,以荧光形式发出的能量对于光合作用来说是一种损失,荧光产量(Φ_F)= 发射的量子数÷吸收的量子数。叶绿素在溶液中 $\Phi_F \approx 0.3$,而在完整的叶绿体中 $\Phi_F \approx 0.03$。

2.类胡萝卜素类

(1)种类和分子结构　类胡萝卜素存在于所有的光合细胞中,是一类有 40 个碳原子构成的化合物,其成员有 70 多种,在绿色植物中最主要的有橙黄色的β-胡萝卜素和黄色的叶黄素(图 4-31C,D)。它们的基

本结构是由8个异戊二烯单位组成的四萜，含有一系列共轭双键，一般在碳链两端各有6个碳原子形成的环，不同的是环上的取代基有差异。β-胡萝卜素分子是非极性的，橙黄色，可用己烷、石油醚等非极性溶剂提取。而叶黄素含有两个羟基，有些极性。除在植物的绿色部分有类胡萝卜素存在外，在植物的其他部位，如果实、花冠、花粉、柱头等有色体中均有，同时在藻类生物中也广泛存在。

(2)吸收光谱　类胡萝卜素主要吸收400～500nm范围内的光(图4-32)，并出现2～3个吸收峰，但它们在体外仅吸收蓝光和紫光。类胡萝卜素吸收光谱与作用光谱不一致，这说明它对光合作用的贡献不如叶绿素a和藻胆素大。类胡萝卜素在光合作用中除了起收集光能并将光能传递给叶绿素a的作用外，它们还起保护叶绿素免受因辐射而引起的氧自由基的破坏作用。

3. 藻胆素类　在红藻、蓝藻(细菌)中存在着一类水溶性的色素——藻胆素，在体内它以藻胆蛋白的形式存在，其生色团与蛋白质通过共价键结合。在藻类细胞中藻胆蛋白聚集成特殊颗粒——藻胆体，并有规律地排列在类囊体表面上。藻胆蛋白是捕光天线色素蛋白。

在蓝藻和红藻中主要有四种藻胆素，这些色素分子的生成团在藻胆体中排列很紧密，吸收的光最终传递给叶绿素a，其传递效率可达80%。

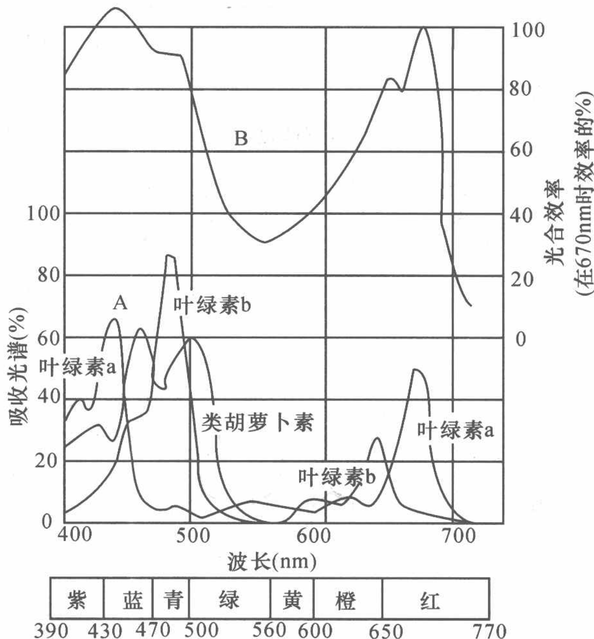


图4-32　光合色素的吸收光谱(A)和作用光谱(B)

科学家通过比较植物光合色素的吸收光谱和达到地面的太阳光的光谱，可以看到叶绿素与其他色素相配合，使得植物能收集从400～700nm范围内几乎所有的光。四种藻胆素收集的光是490～670nm，使得生活在水下层的藻类能利用被生活在水上层生物的色素过滤后剩下的光或水本身过滤后的光。

4. 菌绿素　大多数光合细菌依靠菌绿素进行光合作用。菌绿素a的结构与叶绿素a相似，只是在几处稍有差异(图4-31A，框内)。菌绿素已发现6种，分别为菌绿素a、b、c、d、e和g。其中菌绿素a和b的主要功能与叶绿素a相似，具有将光能转换为化学能的作用，但不具有产生氧气的作用。

(三)光子被光合色素吸收及能量的去向

1. 光子的吸收　一个光子的能量大小与光波的波长成反比，波长越短的光子能量越大。当一个具有足够能量的光子被某一光合色素分子吸收时，就有一个且只能是一个电子由于获得了足够的能量而从能级较低的内轨道跃迁到能级较高的外轨道，实现光能转换成电能。由于电子的每一轨道有其特定的能量水平，所以任何一个原子或分子只吸收具有特定能量的光子(即特定波长的光)。

色素分子吸收了一个光子后就从基态变成为激发态。激发态的色素分子是不稳定的，一般最长只能维持10^{-9}s。这样由于环境的不同，激发的电子及其能量会有几种不同的去向，如图4-33所示。

2. 能量的去向

(1)以热能形式散失　根据热力学第二定律，激发的电子无论是什么去向，都会有热能的产生。

(2)以荧光的形式散失　光合色素吸收一个具有足够能量的光子后，一定会有一个电子被激发而成为高能电子，并进入较高能级的轨道上；当这个高能电子返回到原来那个较低能级的轨道时，就会发射出一个能量较小的荧光光子，同时散失一定的热量。这种情况一般只见于饱和光强或离体的光合色素溶液中。

(3)以共振能形式传递　共振能传递发生在色素分子之间。光合色素可分为反应中心色素和辅助色素两大类。辅助色素又称天线色素，它们只能将吸收来的光能以共振能的形式传递给紧密排列的相邻色素分子，最后传递给反应中心色素，因此也称它们为捕光天线色素。天线色素包括类胡萝卜素、叶绿素b和除P680和P700以外的叶绿素a等光合色素，它们都具有吸收并传递光能的作用。它们不仅能提高被吸收的光能的多样性，也提高了光合作用效率(即被叶绿体吸收的光能的转化效率)。各种光合色素分子之间的能

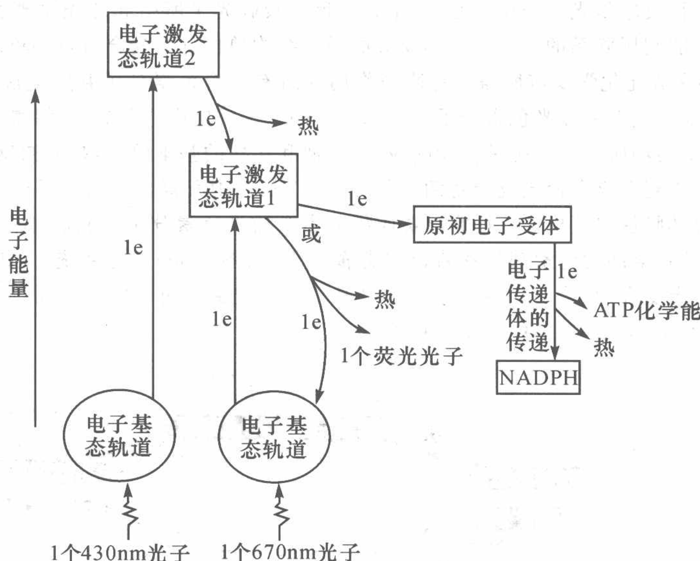


图 4-33 P700 叶绿素 a 吸收光子后的能量去向

量传递方向可能为如图 4-34 所示。能量的传递遵循热力学第二定律。

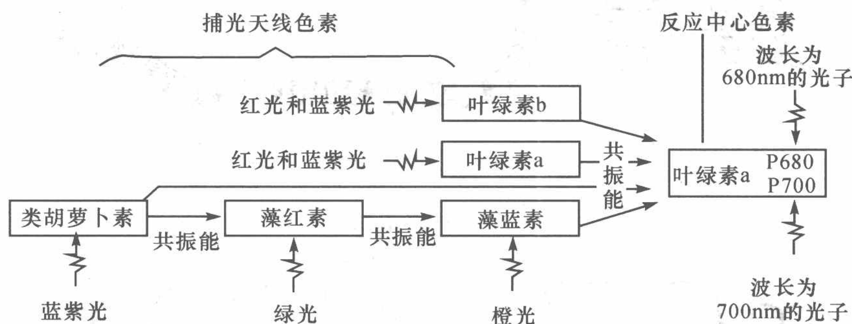


图 4-34 各种光合色素分子之间的能量的可能传递方向

(4)以电能的形式传递 研究证明，叶绿素 a 有多种状态，其中只有一小部分叶绿素 a 分子[吸收 680nm 光波的叶绿素 a 分子(表示为 P680)和吸收 700nm 光波的叶绿素 a 分子(表示为 P700]，才能直接将吸收的光能转化为电能并沿电子传递链进行传递，具体见“光反应”部分内容。这两种处于特殊位置的叶绿素 a 分子就叫做反应中心色素分子。P680 和 P700 与一般的叶绿素 a 分子并没有结构上的不同，只是由于它们与类囊体膜上的特定蛋白质结合，定位于类囊体膜上的特定部位，和它们的原初电子受体和原初电子供体接近，因而它们能将吸收的光子能量转化为电子的能量，并将高能电子传递给原初电子受体，因而具有吸收并转换光能的作用。

二、真核生物的光合作用过程

按照反应过程是否需要光照为直接条件，光合作用过程可分为光反应和暗反应两个阶段。但目前研究表明，过去被认为需要光的光反应过程也不都需要光；相反，暗反应过程中的一些酶的活性也受光照的调节。按照反应过程能量的变化来看，光合作用过程包括：①原初反应，即光能的吸收、传递和转换；②电子传递和光合磷酸化，即电能转化为活跃的化学能；③CO_2 的固定和同化，即活跃的化学能转变为稳定的化学能。

类囊体膜上具有全部由光能转化为化学能所需要的功能组分，这些组分分别组装成膜蛋白复合物，并在类囊体膜上呈不对称分布。

(一)光反应

光反应包括：原初反应、电子传递和光合磷酸化三个阶段。

1. 原初反应　原初反应是光合作用的起点，是光合色素吸收光子所引起的光物理及光化学过程，它是光合作用中直接与光能利用联系的反应。原初反应的最小结构单位称为光合(作用)单位，即每吸收和传递1个光子到反应中心完成光化学反应所需要起协同作用的所有光合色素分子共同组成一个光合(作用)单位，具体包括大约300个左右的捕光色素分子及其围绕着的1个反应中心色素(叶绿素a)。

(1)原初反应发生的场所　光系统是光能的吸收、传递和转换的基本单位，是原初反应发生的场所。一个光系统包括反应中心复合物和捕光复合物两个部分。1个反应中心复合物由光反应中心的三个成员、其他相关电子传递体及其膜蛋白组成。1个捕光复合物由多个捕光色素分子及其膜蛋白组成。真核细胞都具有两个光系统，并且其全部的色素都紧密结合在类囊体膜上(图4-35)。光系统Ⅰ(PSⅠ)包括1个反应中心复合物和1个捕光复合物，其反应中心复合物中含P700。光系统Ⅱ(PSⅡ)包括1个反应中心复合物和2个捕光复合物(图4-36)，其反应中心复合物中含P680。

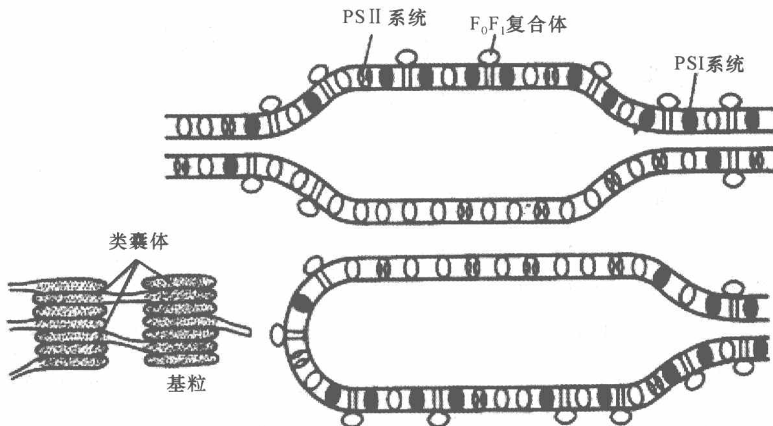


图4-35　光合系统在类囊体膜上的分布

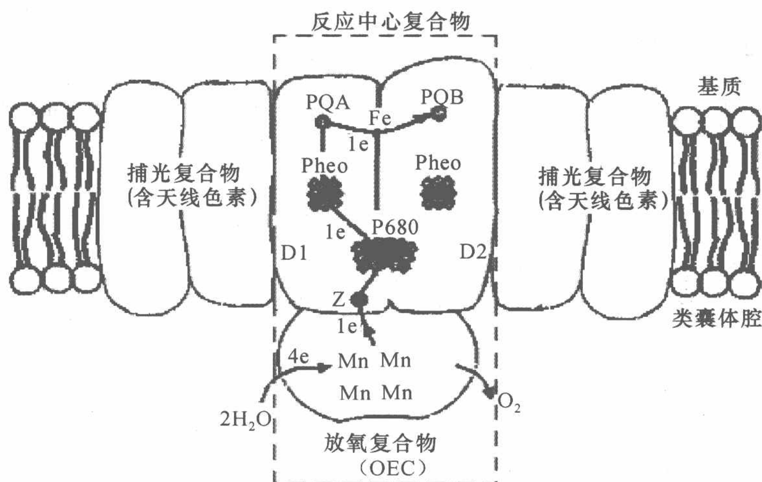


图4-36　光系统Ⅱ(PSⅡ)的组成及原初反应过程

在反应中心复合物中，D1和D2为两条肽链；Z为D1上的一个酪氨酸残基；

Pheo为脱镁叶绿素，是原初电子受体；PQA和PQB是分别位于D1和D2上的两种质体醌

(2)原初反应的过程(图4-37)　包括光能的吸收、传递和转换。其中光能的吸收和传递由捕光复合物完成，而光能转换为电能由反应中心复合物完成。

①光能的吸收　光能的吸收以光子的形式被吸收，不同的色素分子吸收具有不同能量的光子。

②光能的传递　以共振能的形式在色素分子间传递，并最终传递给P680或P700(图4-34)。

③光能的转换　光能的转换通过光化学反应来实现。光化学反应是指反应中心色素分子吸收光能后

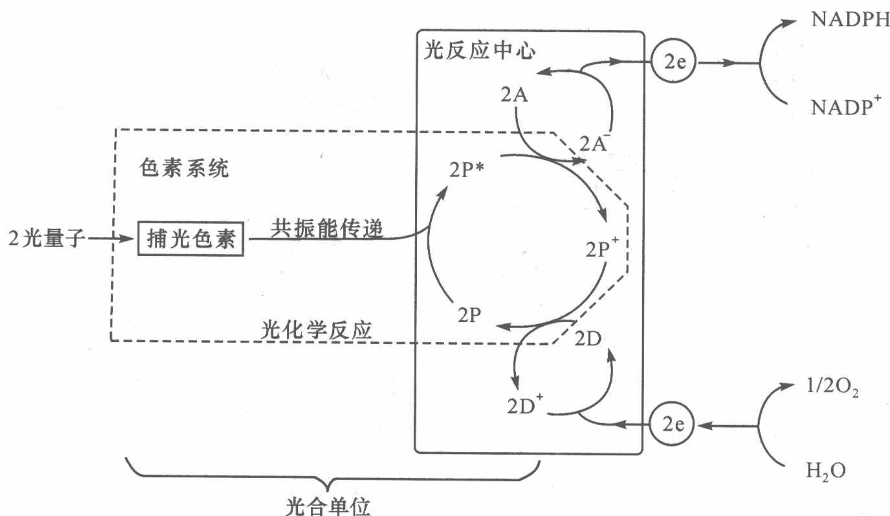


图 4-37 原初反应的光能吸收、传递和转换图解

P 为 P680 或 P700，D 为原初电子供体，A 为原初电子受体，

+为正电荷，-为负电荷，* 为激发态

所引起的一系列氧化还原反应，使吸收的光能转变为高能电子的电能。

光化学反应以光反应中心（又称光合作用中心）为单位，而一个光反应中心包括一个反应中心色素分子（P680 或 P700 叶绿素 a）、一个原初电子供体和一个原初电子受体。

·光化学反应过程是：天线色素分子将光能吸收并传递到反应中心后，使反应中心色素分子(P)激发而成为激发态(P^*)，放出高能电子传给原初电子受体(A)，同时留下一个空位（称为“空穴”），因而这个叶绿素 a 分子被氧化（带正电荷，P^+），原初电子受体被还原（带负电荷，A^-）。由于被氧化的叶绿素 a 分子有“空穴”，可以从原初电子供体(D)得到电子来填补。于是这个叶绿素 a 分子恢复到原来的状态(P)，而原初电子供体却被氧化(D^+)。这样不断地发生氧化还原反应，即发生电荷分离，不断地把电子送给原初电子受体，随即完成了光能转换为电能的过程（图 4-38）。

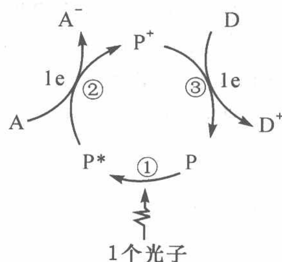


图 4-38 光反应中心发生一次氧化一还原反应的过程

(3)原初反应的特点 原初反应的时间历程非常短，只有 10^{-12}～10^{-9}s；可以在-196℃或液氮温度下进行；光能利用率很高，量子效率接近 1。

2. 电子传递和光合磷酸化

(1)双光增益效应和两个光系统反应的接力作用 在 20 世纪 40 年代初，当 Emerson 和 Arnold 以小球藻为材料，研究不同光波的光合效率时发现，当用长于 685nm（远红光）的单色光照射小球藻时，虽然仍被叶绿素大量吸收，但光合效率明显下降，这种现象称为“红降”现象。后来他们又发现在用远红光照射小球藻的同时，如补以红光(650nm)，则其光合效率比用两种波长的光分别照射的总和要大，这种现象称为双光增益效应或爱默生效应。这些现象使人们设想，光合作用可能包括两个光化学反应的接力过程。

20 世纪 60 年代初，有几个实验室分别获得一些证据，同时提出了两个光化学反应是通过两个在空间上分离的光系统由一系列电子传递体串联在一起完成的。PSⅡ把电子从低于 H_2O 的能量水平提高到一个中间点，PSⅠ又把电子从中间点提高到高于 $NADP^+$ 的水平。这两个光系统的反应是接力进行的。

(2)电子传递过程 光合作用中的电子传递发生在类囊体膜上（图 4-35，39，40）。照光时，天线色素分子被激发，激发能通过共振传导而最终被传递到 P680 和 P700 分子，使 P680 和 P700 分子被激发而放出高能电子，然后高能电子按照从低电势到高电势的顺序，沿着相关的电子传递链进行传递，最终实现了电子从最终电子供体（如水分子）到最终电子受体 NADP 的传递。在这一过程中，P680 和 P700 各起到了一个电子泵的作用。电子传递链由 PSⅡ复合体、可移动电子载体、Cytb-f 复合体和 PSⅠ复合体共同组成。

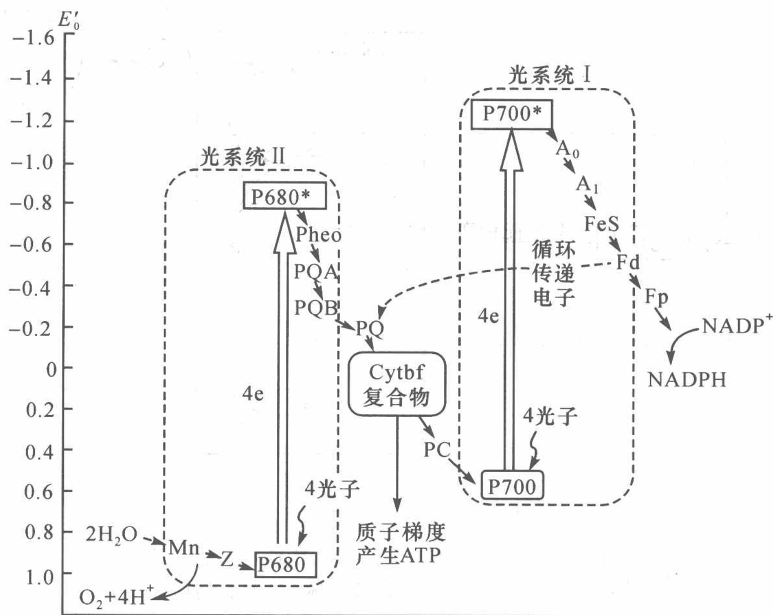
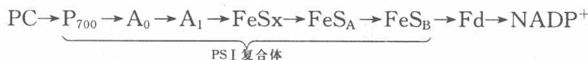


图 4-39　光合作用中的两个光系统及其电子传递途径(改自翟中和等,2004)

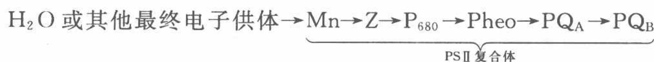
PQ 为已经离开 PSⅡ且移向 Cytbf 的 PQ_BH_2

① PSⅠ中的电子传递　图 4-39 所示,在 PSⅠ复合体中,P700 分子获得一个光子后释放出的一个高能电子,依次传递给结合在类囊体膜蛋白上的电子传递体 A_0(叶绿素 a)、A_1(维生素 K_1)、FeS_X、FeS_A、FeS_B,再到铁氧还蛋白(Fd),最后传递给最终电子受体 $NADP^+$,生成 NADPH;这时 P700 分子则出现了电子缺失而从质体蓝素(PC)获得一个电子。因此,在 PSⅠ复合体中,P700 吸收了一个光子后,完成了一个电子从 PC 到 NADPH 的传递,具体途径是:



$$PC \rightarrow \underbrace{P_{700} \rightarrow A_0 \rightarrow A_1 \rightarrow FeSx \rightarrow FeS_A \rightarrow FeS_B}_{\text{PSⅠ复合体}} \rightarrow Fd \rightarrow NADP^+$$

②PSⅡ中的电子传递　在 PSⅡ中,P680 分子获得一个光子后,释放出的一个高能电子传递给脱镁叶绿素(Pheo),再到质体醌($PQ_A \rightarrow PQ_B$)。同时,P680 分子却因此出现了电子缺失而成了强氧化剂,并从氧化还原电位较低的 Z(为反应中心肽链 D1 上的一个酪氨酸残基)上获得一个电子,Z 又从放氧复合体的一个 Mn 中获取一个电子;一个放氧复合体中的 4 个 Mn 同时获取类囊体腔中 2 个水分子的 4 个电子而促进水裂解,产生 1 个 O_2 和 4 个质子(进入类囊体腔)。因此,在 PSⅡ复合体中,P680 吸收了一个光子后,完成了一个电子从水到 PQ_B 的传递,具体途径是:



$$H_2O\text{ 或其他最终电子供体} \rightarrow \underbrace{Mn \rightarrow Z \rightarrow P_{680} \rightarrow Pheo \rightarrow PQ_A \rightarrow PQ_B}_{\text{PSⅡ复合体}}$$

③电子从 PⅡ到 PⅠ的传递　细胞色素 b—f 复合物(Cytb-f)和可移动电子载体成了连接这两个光系统的介质。Cytb-f 是类囊体膜上可分离出来的复合物,它由 4 个多肽链组成:细胞色素 f、细胞色素 b_6、1 个铁硫蛋白(FeS)和 1 个多肽分子,其中前三个都是电子传递体。

质体醌(PQ)、质体蓝素(PC)和铁氧还蛋白都是可移动的电子载体,在类囊体膜上只有移动才能完成电子传递。PQH_2(实际上是 PQ_BH_2)是一种脂溶性的分子,并且在膜上是可移动的,其结构和功能与呼吸链上的辅酶 Q 相似。氧化态的 PQ 处于类囊体膜的近叶绿体基质面,并在接受 2 个电子的同时也从叶绿体基质中结合了 2 个 H^+,因而成了还原态的 PQH_2。PQH_2 离开 PSⅡ而移动到类囊体近腔面,并将 2 个电子传递给 Cytb-f,同时释放 2 个 H^+ 到类囊体腔中而被氧化,氧化态的 PQ 又移到近叶绿体基质面并进入 PSⅡ中。Cytb-f 复合体接受的 2 个电子,经 $b_6 \rightarrow FeS \rightarrow f$,再传递给另一个可动的 PC,然后再到 $P700^+$。PC 是一种含 Cu^{2+} 或 Cu^+ 的蛋白质。

这样,两个光系统的合作完成了电子的传递、水的裂解、氧的释放和 NADPH 的生成。

与光反应有关的结构可归纳如下(图 4-40):

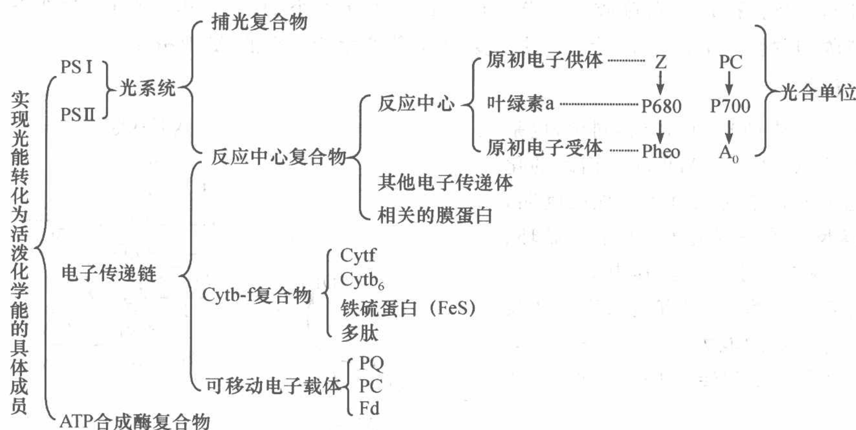


图 4-40　位于类囊体膜上实现光能转化为活泼化学能的具体成员

(3)类囊体腔中 H^+ 的积累　如图 4-41 所示，PSⅡ通过吸收 4 个光子，促进类囊体腔中的 $2H_2O$ 的光解而产生 $4H^+$（和释放 4 个电子）；2PQ 接受 4 个电子后也能将叶绿体基质的 4 个 H^+"泵"入类囊体腔中，结果使类囊体腔内比叶绿体基质中多出 12 个 H^+；PSⅠ吸收 4 个光子，又将 4 个电子最终传递给 $2NADP^+$ 而又从叶绿体基质中结合了 $4H^+$（用于暗反应的 2 个 NADPH，同时也会用去 2 个 H^+），使叶绿体基质最终比类囊体腔又少了 4 个 H^+。也就说，$2H_2O$ 的 4 个电子，经过两个光系统各吸收 4 个光子后的接力作用，最终传递给 $2NADP^+$ 的过程中，能使类囊体腔内比叶绿体基质中多出 16 个 H^+，因而使类囊体膜的内、外两侧建立了质子梯度。

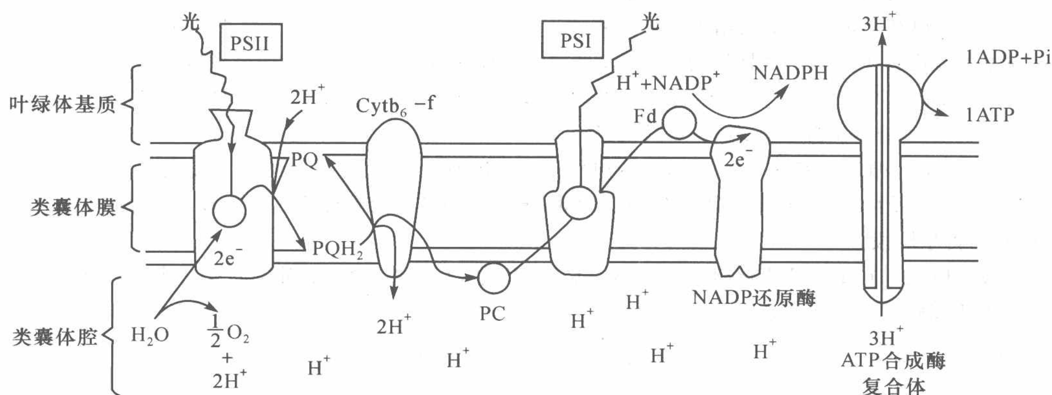


图 4-41　光合作用中电子在类囊体膜上的传递（Z 型途径）

(4)光合磷酸化　质子穿过类囊体膜上 ATP 合成酶复合体（F_0F_1 复合体，图 4-35，41）上的管道，从类囊体腔流向叶绿体基质的同时，将质子的电化学势能通过磷酸化而贮存在 ATP 中。这一磷酸化过程是在光反应过程中发生的，所以称为光合磷酸化，以与底物水平磷酸化和在线粒体内膜中发生的氧化磷酸化相区别，并将光合磷酸化和氧化磷酸化合称为电子传递水平磷酸化。可见，叶绿体中 ATP 的合成和线粒体中 ATP 的合成机制很相似，两者都是通过质子流来实现的，并且叶绿体的 ATP 合成酶的复合结构和线粒体的 ATP 合成酶也是十分相似的。光合磷酸化包括非环式磷酸化和环式磷酸化。

非环式光合磷酸化：如图 4-39 和 41 所示，有 2 个光系统参与，伴随着水的裂解、O_2 的释放、NADPH 的形成和磷酸化作用，由于电子传递的途径不是环式的，故称为非环式光合磷酸化。

环式光合磷酸化：据图 4-39，PSⅠ中 P700 释放的高能电子可经过一个环式途径，即：Fd→PQ→$Cytb_6$-f→PC，重新回到 P700。在这一环式途径中虽然不生成 NADPH，也不发生水的裂解和 O_2 的释放，但电子在电子传递链上传递时，仍然有一定的质子积累，因而仍可形成一定量的 ATP，这一过程称为环式光合磷酸化。某些光合细菌就是按这一途径进行光合作用的。造成环式电子流的主要原因是 $NADP^+$ 供应不足，或者说 NADPH 的浓度过高，因而可调节光反应中 ATP 和 NADPH 数量上的稳定，以适应暗反应的需要。

综上所述，在PSⅡ和PSⅠ各吸收4个光子的能量，能光解2个H_2O，产生1个O_2和2个NADPH，同时能使类囊体膜的两侧产生相差16个H^+的梯度，因而能产生近3个的ATP分子。

（二）暗反应

暗反应的实质是CO_2的固定和同化，也是将光反应产生的ATP和NADPH中活跃的化学能转变为稳定的化学能的过程。现已阐明，高等植物的暗反应有三条途径：卡尔文循环、C_4途径和景天科酸代谢途径。其中卡尔文循环是暗反应最基本的途径，只有这条途径才具有合成糖类等有机物的能力；其他两条途径只能为卡尔文循环起固定和转运CO_2的作用，从而提高光合作用效率。

1. 卡尔文—本生循环（又称C_3途径）　光合作用的暗反应，即CO_2的固定和还原，是在叶绿体基质中进行的（图4-42）。光反应中生成的ATP和NADPH在CO_2的还原中分别被用作能源和还原剂。CO_2还原成糖的生物化学途径是20世纪50年代美国科学家卡尔文和他的同事确定的。他们应用同位素示踪技术，以同位素碳，即$^{14}CO_2$饲养小球藻，观察在小球藻光合作用中碳的转化和去向。他们发现碳的同化是一个很快的过程，在供给CO_2之后5s，小球藻中就出现了第一个被标记的化合物，即3-磷酸甘油酸（PGA）。继续研究发现，CO_2的受体是二磷酸核酮糖（RuBP）。叶绿体中含有能羧化RuBP的酶，称RuBP羧化酶，这是叶绿体中最多的一种蛋白质（约占50%），也可能是地球上最多的一种蛋白质。

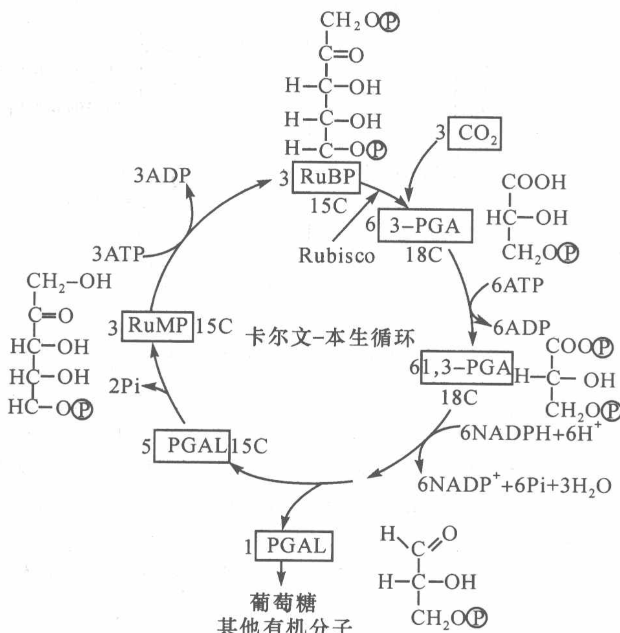
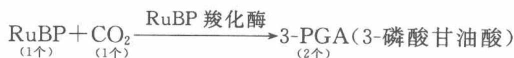


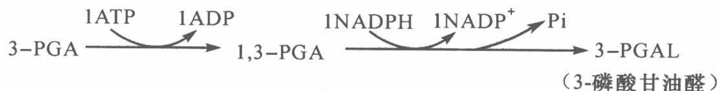
图4-42　卡尔文—本生循环

卡尔文—本生循环的实质主要是CO_2的羧化反应和还原反应两大步骤，但为了使反应能反复进行，还必须有一个CO_2受体——RuBP的再生反应。因此，卡尔文循环可大致分为三个阶段：羧化阶段、还原阶段和RuBP的再生阶段。

（1）羧化阶段　在RuBP羧化酶的作用下，以RuBP为CO_2的受体，先固定形成一个6碳化合物的羧酸，然后迅速裂解成2个3-PGA分子。

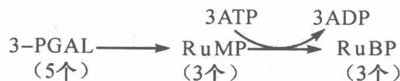


（2）还原阶段



其中，3-PGAL约有1/6用于合成葡萄糖等有机物，约有5/6用于再生RuBP。

（3）RuBP的再生阶段



所以，卡尔文—本生循环的产物不是葡萄糖，而是三碳的丙糖，即PGAL，再由2个PGAL化合而成葡萄糖。这一循环的总账是：循环3次，固定3个CO_2分子，生成6个PGAL，其中1个PGAL用来合成葡萄糖或其他糖类，这1个PGAL才是卡尔文—本生循环的净收入；其余5个PGAL则是用来产生3个分子的RuBP保证再循环的。所以每产生1个分子葡萄糖需要2个分子PGAL，即需要完成6次循环。从能量的变化来计算：生产一个可用于细胞代谢和合成的PGAL，需要9个ATP分子和6个NADPH分子参与。这些ATP和NADPH都是来自光合反应的，所以光反应和暗反应是一个整体过程，是缺一不可的。

卡尔文循环净反应可总结如下：

$$3CO_2 + 9ATP + 6NADPH \longrightarrow 3\text{-}PGAL + 9ADP + 6NADP^+ + 8Pi$$

(4)光合产物的生成　光合作用产物主要是糖类，包括葡萄糖、果糖、蔗糖和淀粉，此外还有其他类型的有机物如脂肪、脂肪酸、蛋白质、氨基酸，以及其他羧酸等，但以蔗糖和淀粉最为普遍。不同植物的主要光合产物不同，大多数高等植物的光合产物是淀粉，但洋葱和大蒜的光合产物不是淀粉而是葡萄糖和果糖。

植物细胞中的非糖物质，有的是利用糖类再度合成的，也有的却是光合作用的直接产物，特别是藻类和高等植物正在发育的叶片中。例如，利用$^{14}CO_2$供给小球藻，在未产生糖类之前就发现有放射性的丙氨酸、甘氨酸、丙酮酸、苹果酸等非糖物质的出现。

植物细胞内的其他有机物都是由卡尔文循环过程中的相应中间产物，在叶绿体基质或在细胞质基质中转化或合成，或在其他物质如NH_4^+的参与下转化或合成的。

2个3-PGAL从叶绿体基质经运载体转运到细胞质基质，缩合成1个1,6-二磷酸果糖分子，再进一步转变成1个葡萄糖分子；也能进一步合成蔗糖并通过质膜上的蔗糖运载体外运到质外体，直至筛管。如果蔗糖不能及时运出细胞，3-PGAL在叶绿体内既能反馈抑制卡尔文循环的运行，同时也用于依次合成果糖-1,6-二磷酸、果糖-6-磷酸、葡萄糖-6-磷酸、葡萄糖-1-磷酸、ADP-葡萄糖，最后合成淀粉。

2. C_4途径　卡尔文一本生循环表明，光合作用中CO_2固定的第一产物是三碳的3-磷酸甘油酸(PGA)。但后来在甘蔗、高粱、玉米和一些热带禾本科植物中发现，当供给$^{14}CO_2$时，最早出现的^{14}C标记的有机物却是四碳的有机酸，如草酰乙酸、苹果酸等。因此就称这种CO_2固定的途径为C_4途径，而称具有C_4途径的植物为C_4植物；相应地，通过PGA途径或C_3途径的植物被称为C_3植物。

(1)C_4植物叶片的结构特点　C_4植物叶片的结构很独特，含有2种不同类型的光合细胞，即叶肉细胞(进行C_4途径)和叶脉鞘细胞(进行C_3途径)，各具不同结构的叶绿体。这两类细胞之间有发达的胞间连丝，以便于苹果酸和丙酮酸的迅速转移。

C_4植物叶片中(图4-43B)，围绕着维管束鞘细胞(一层)周围的是排列整齐致密的叶肉细胞，呈"花环"状，叶肉细胞和维管束鞘细胞中都有叶绿体。但这两种叶绿体的结构不同：叶肉细胞的叶绿体具有发达的基粒构造；维管束鞘细胞的叶绿体较大，类囊体多为平等排列，而形成的基粒很少，基质片层很发达，PSⅡ的活性低且只有一般叶肉细胞叶绿体PSⅡ活性的50%以下甚至低到4%，因而光反应缓慢，但有很多大的卵形淀粉粒。C_3植物没有这种"花环"状结构。

(2)C_4途径的过程　在C_3植物，CO_2是在叶肉细胞中通过卡尔文一本生循环而被固定和还原的。在C_4植物，CO_2在叶肉细胞中只按照C_4途径被固定(图4-43)，然后在维管束鞘细胞中仍旧是通过卡尔文一本生循环而被还原。C_4途径目前发现有三个生化亚型，其区别在于PEP羧化后形成的草酰乙酸分子的脱羧途径不一样。下面以其中一个生化亚型来说明。

在C_4植物的叶肉细胞中，CO_2的受体不是C_3途径的RuBP，而是磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)。催化这一反应的酶是PEP羧化酶。CO_2被固定后，不是生成三碳的磷酸甘油酸，而是生成四碳的二羧酸，即草酰乙酸(OAA，因此称为C_4途径)，草酰乙酸再被NADPH还原而成苹果酸。苹果酸离开叶肉细胞，通过胞间连丝进入维管束鞘细胞并在这里氧化脱羧，放出CO_2，而成为丙酮酸。丙酮酸再回到叶肉细胞，转变为PEP，继续固定CO_2。在维管束鞘细胞中苹果酸脱羧产生的CO_2，仍为RuBP所固定并进入卡尔文一本生循环。

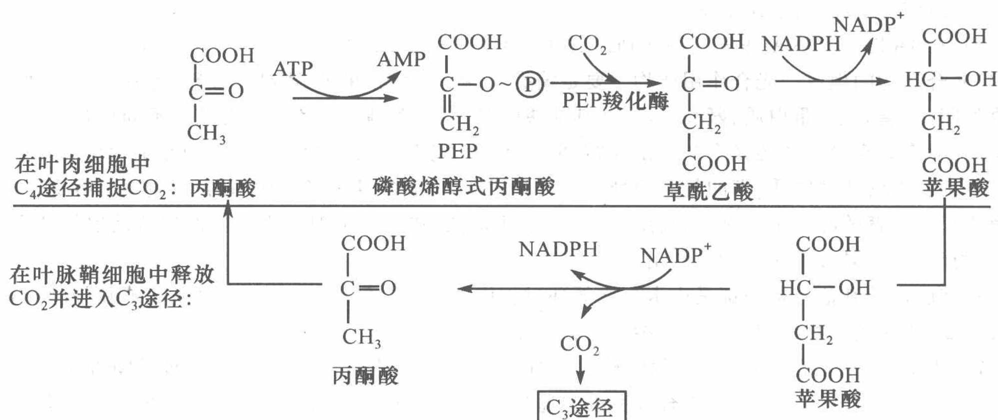
另外两个生化亚型的植物维管束鞘细胞中的苹果酸脱羧反应发生在线粒体中。

由此可见，所谓C_4植物并不是只有C_4途径，而是既有C_4途径，又有C_3途径。这2个途径的关系如图4-44所示。可见，在C_4植物叶片中，叶肉细胞通过C_4途径为叶脉鞘细胞C_3途径捕捉并供给CO_2，使叶脉鞘细胞中的CO_2浓度始终维持在较高的水平。

(3)C_4途径的特点　由于C_4途径中，PEP羧化酶对CO_2的亲和力极强，甚至当CO_2浓度较低时，也能固定CO_2。所以C_4途径是在CO_2浓度低时获取CO_2的一种途径。生活在高强光和热带地区的多种植物，气孔经常是有一定程度的关闭的，这样可防止水分的过度丧失，但同时也导致体内CO_2浓度的降低。C_4途径的存在，使CO_2的浓度不致成为光合作用的限制因子，从而提高了光合效率，这就是通常C_4植物的生产效率明显高于C_3植物的重要原因之一。

C_3植物生产效率较低的另一个原因是它们具有较强的光呼吸。

3. 景天科酸代谢　在菠萝、仙人掌以及大多数多汁味美的肉质植物中还存在着第三种固定CO_2的模式



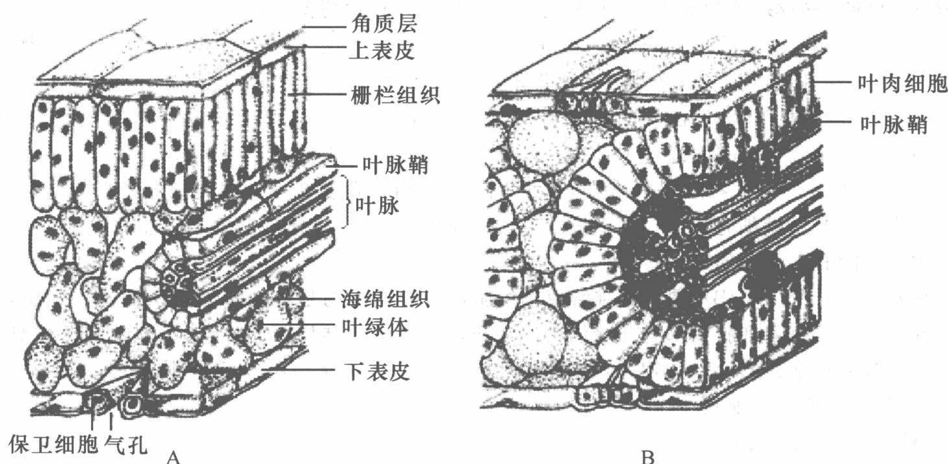


图 4-43 C_3 植物(A)和 C_4 植物(B)叶片解剖图及 C_4 途径的具体过程

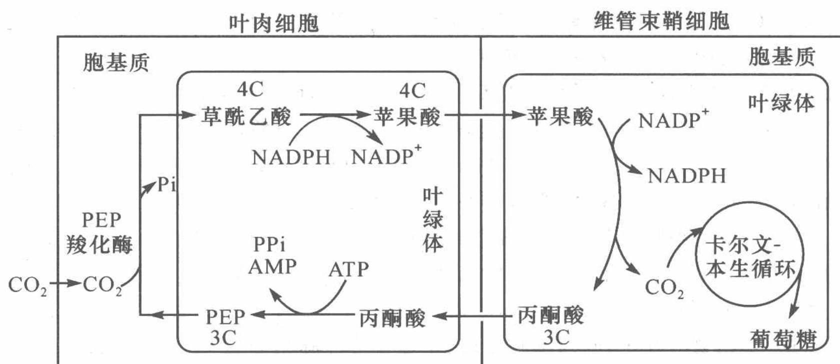


图 4-44 C_4 植物中的 C_4 途径与 C_3 途径的关系

以及保水形式，这些植物统称为 CAM(景天科植物酸代谢)植物，它们能够适应非常干旱的气候。CAM 植物是通过仅在夜间才打开气孔，准许空气中 CO_2 进入的办法来保水。当 CO_2 进入叶片后被固定成 4C 化合物，因此它们也是 C_4 植物。在 CAM 植物中，夜间进入的 CO_2 通过羧化作用形成 4C 化合物而贮藏起来，白天时 4C 化合物通过脱羧将 CO_2 释放出来进入 C_3 循环。这样，在白天光合作用启动时就不需要有空气中的 CO_2 进入叶片(图 4-45)。由于这种重要的保水适应能力首先是在景天科植物中发现的，因此称为 CAM 途径。

比较 CAM 途径与 C_4 途径可以看出，CAM 途径固定 CO_2 的方式与 C_4 途径相似。但前者，通过 PEP

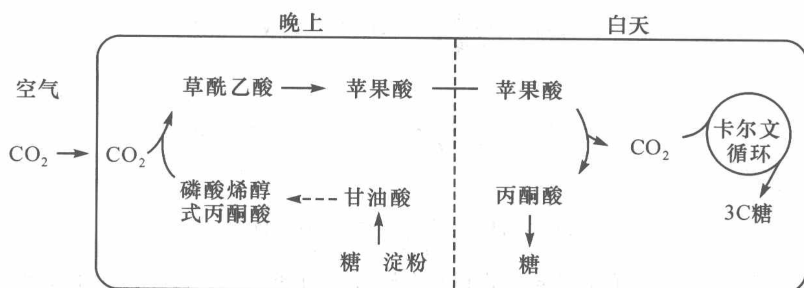


图 4-45　CAM 植物固定碳的模式

羧化系统在夜间把 CO_2 初步固定并还原，以苹果酸的形式储藏起来，白天脱羧放出 CO_2 用于卡尔文循环；整个代谢系统在同一细胞内进行，但不同的代谢过程在时间上隔开。后者，反应均在光下进行，但 CO_2 的初步固定还原与光合产物的形成分别在叶肉细胞与叶脉鞘细胞中进行，因此，不同的代谢过程在空间上是隔开的。可见，CAM 植物比 C_4 植物具有更强的水分保存和适应干旱的能力。

综上所述，C_3 植物、C_4 植物和 CAM 植物作如下比较，见表 4-6。

表 4-6　C_3 植物、C_4 植物和 CAM 植物的比较

特　征	C_3 植物	C_4 植物	CAM 植物
植物类型	典型温带植物	典型热带或亚热带植物	典型干旱地区植物
叶结构	无花环型结构，只有一种叶绿体，叶脉鞘没有或很少有叶绿体	有花环型结构，常具两种叶绿体，叶肉细胞和叶脉鞘细胞都含有叶绿体	无花环型结构，只有一种叶绿体（同 C_3 植物）
CO_2 固定途径	只有卡尔文循环	在叶肉细胞和维管束鞘细胞中分别进行 C_4 途径和卡尔文循环	晚上和白天分别主要进行 CAM 途径和卡尔文循环
CO_2 最初受体	RuBP（核酮糖-1，5-二磷酸）	叶肉细胞质基质中的 PEP，叶脉鞘细胞叶绿体中的 RuBP	光下：RuBP；暗中：PEP
CO_2 固定的最初产物	PGA（3-磷酸甘油酸）	叶肉中是 OAA，叶脉鞘是 PGA	光下：PGA；暗中：OAA
气孔张开时间	全天	全天，但白天张开程度较小	晚上

三、原核生物的光合作用

原核生物中的蓝藻和某些细菌含有光合色素，也能进行光合作用。

（一）依靠叶绿素的光合作用

如蓝藻，其光合作用机构与高等植物的大体相同，也有双重色素系统，每套系统中都有一个"能"的收集者，并以水作为最终电子供体，因而产生氧气。蓝藻有细胞质片层，用来进行光合磷酸化作用。

（二）依靠菌绿素的光合作用

不产氧光合细菌利用 H_2S、H_2 等无机物或丁酸、乳酸等简单有机物作为还原 CO_2 的最终供氢（电子）体，依靠菌绿素的一个光合系统进行光合作用。不产氧的光合细菌通过环式光合磷酸化（图 4-46）产生 ATP。

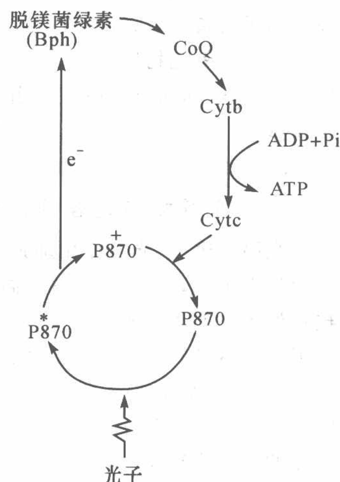


图 4-46　紫色细菌的环式光合磷酸化

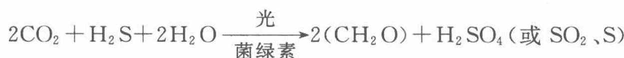
1. 光能自养型细菌　如绿色细菌和紫色细菌，像绿色植物一样，进行光合作用而生活。但色素系统只有一套，最终电子供体非水而是其他无机物，不产生氧气。

绿硫细菌和紫硫细菌：



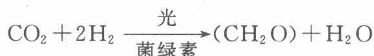
$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow[\text{菌绿素}]{\text{光}} (CH_2O) + 2S\downarrow + H_2O$$

红硫细菌：



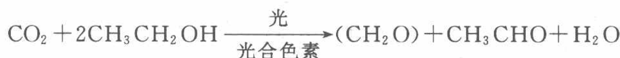
$$2CO_2 + H_2S + 2H_2O \xrightarrow[\text{菌绿素}]{\text{光}} 2(CH_2O) + H_2SO_4(\text{或 } SO_2\text{、}S)$$

氢细菌：



$$CO_2 + 2H_2 \xrightarrow[\text{菌绿素}]{\text{光}} (CH_2O) + H_2O$$

2. 光能异养型　其光合作用的最终电子供体是有机物，如丁酸、乳酸、乙醇、异丙醇或琥珀酸等，如非硫紫菌：



$$CO_2 + 2CH_3CH_2OH \xrightarrow[\text{光合色素}]{\text{光}} (CH_2O) + CH_3CHO + H_2O$$

（三）依靠菌视紫红质的光合作用

极端嗜盐古细菌不含菌绿素或叶绿素，依靠其特有的菌视紫红质进行光合作用。菌视紫红质的具体作用是吸收了 560nm 的光子后将质子泵出膜外，产生质子梯度，再由质子过膜释放能量合成 ATP。菌视紫红质具有与人眼视网膜中的视紫红质类似的结构。

四、光呼吸

我们前面讲过，细胞呼吸是在线粒体中进行的，无论白天黑夜都在进行。这里要讲的光呼吸是植物在光照下、在光合作用的同时发生的吸收 O_2、释放 CO_2 的呼吸，如图 4-47。

（一）光呼吸的过程

1. 在叶绿体中　RuBP 羧化酶既是羧化酶，催化 CO_2 与 RuBP 结合；又是加氧酶，催化 O_2 与 RuBP 结合。在 CO_2 分压低、O_2 分压高时，这个酶催化 O_2 与 RuBP 结合而生成三碳的 3-PGA 和二碳的 2-磷酸乙醇酸。2-磷酸乙醇酸水解而成乙醇酸和无机磷酸，乙醇酸进入过氧化物体。

2. 在过氧化物体中　乙醇酸被氧气所氧化产生乙醛酸，进而通过转氨基作用形成甘氨酸，进入线粒体。

3. 在线粒体中　甘氨酸脱羧产生 CO_2。

（二）光呼吸与光合作用的关系

光照强度大，光合作用加强，叶绿体中的 CO_2 浓度降得更低，O_2 浓度升得更高，RuBP 羧化酶起羧化作用的能力降低而起加氧作用的能力升高，使更多的 RuBP 与 O_2 反应而加强了光呼吸。由此可见，一个细胞的光合作用速率的大小直接影响到光呼吸的快慢。因此，光呼吸的强度大致上和光的强度成正比。

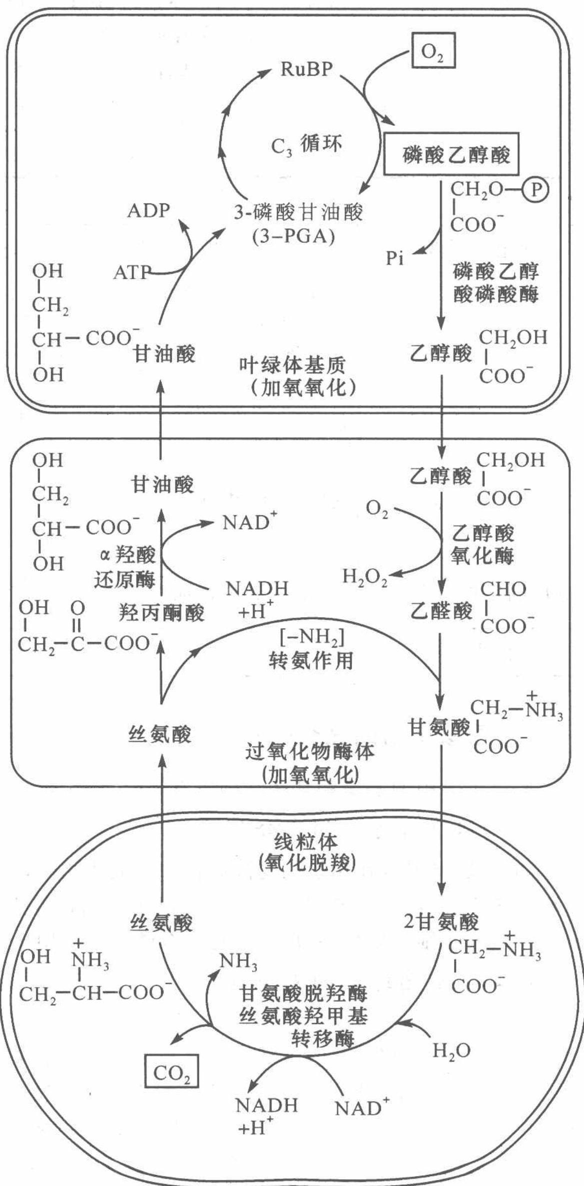


图 4-47　光呼吸中的乙醇酸途径

（三）光呼吸与细胞呼吸的关系

提高 O_2 浓度，促进光呼吸和细胞呼吸，但是光呼吸不同于细胞呼吸，它使有机物分解成 CO_2，不但没有产生 ATP 或 NADPH，而且还要消耗 ATP。这对光合作用产物的积累显然是很不利的。

（四）C_3 与 C_4 植物光呼吸的不同

一些 C_3 植物中，光合作用合成的有机物约有 50%在光呼吸中被分解。在 C_4 植物则有所补偿，由于 C_4 植物的 PEP 羧化酶和 RuBP 羧化酶不同，只能固定 CO_2，没有加氧的作用，因而在 CO_2 浓度低时仍能将 CO_2 通过苹果酸而送入维管束鞘细胞中，从而使其中 CO_2 浓度上升，足以和 O_2 竞争而使 RuBP 羧化酶接受 CO_2 而不与 O_2 结合，保证卡尔文—本生循环的进行（图 4-48）。所以在 C_4 植物，由于维管束鞘细胞中 CO_2 浓度有所保证，它们的净光合率要比 C_3 植物为高。

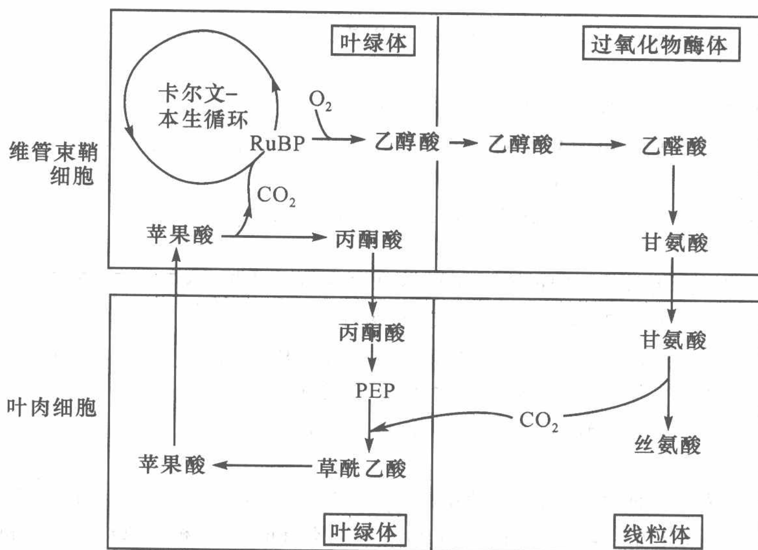


图 4-48　C_4 植物的光呼吸

五、影响光合作用的因素

表示光合作用能力大小的指标常有光合作用速率和总光合作用速率。光合作用速率也即光合作用强度，指单位时间、单位叶面积吸收 CO_2 或释放 O_2 的量，或积累有机物的量。这种光合作用速率实际上是植物的净同化率，或者说是净光合作用速率。如果将净光合作用速率加上同时植物的呼吸消耗有机物的量（即呼吸量），就是实际总的光合作用速率或称真正的光合作用速率。

（一）内因

即植物生理因素，主要有以下三个方面。

1. 光合机构　主要是指叶绿体及其类囊体的数目、光合色素的含量，这将直接影响光合作用的速率。

2. RuBP 羧化酶的活性　RuBP 羧化酶活性的高低直接影响 CO_2 的固定速度。

上述两个因素都与叶龄有关。幼嫩叶片的细胞叶绿体数目很少，光合色素含量很低，RuBP 羧化酶的活性较低，光合速率很低，此时的细胞呼吸则很强，光合产物的合成还满足不了细胞呼吸的氧化分解。当叶片大小长足时，叶肉细胞的叶绿体最多，光合色素含量最高，RuBP 羧化酶的活性达到最高，光合作用最强。随着叶片的衰老，光合速率迅速下降。

3. 库对光合产物的需求量　库是指储存或消耗同化产物的部位。库对光合产物需求量大时，叶绿体中的光合产物的积累就少，光合作用的速率会较高；反之亦然。如叶腋有花或果实的叶片较无花或果实的叶片光合速率大；但当摘去花或果实，相应的叶片的光合速率会降低。

此外，光合作用快慢还受到气孔的开启、RuBP 再生、磷再生等方面的影响。

（二）外因

即环境因素，主要是光照、温度、水、空气和矿质营养等，此外还有环境污染和病虫害等。

1. 光照　太阳光照在叶片上，只有约 5% 的光能被同化。光的影响包括光质（光谱成分）和光照强度的作用。光照主要有三方面的作用：提供能量、活化光合作用的关键酶和促进气孔开放、调节光合机构的发育。

（1）光质　自然界中的可见光都可以满足光合作用的需要。作为能源，不同的光质，其光合作用效率（即植物吸收的光能的同化效率）是不相同的，红光和蓝紫光的光合作用效率最高，并且不同的光质对 PSⅠ和 PSⅡ的协调关系也有影响。作为信号，不同的光质对发育过程中叶绿体基因表达的调控是不同的。红光和红外光、蓝光和紫外光分别通过影响光敏色素和隐色素的不同状态来调节发育过程中叶绿体基因的选择性表达。

（2）光强　光强的大小常常是限制光合速率的因素之一。具体影响见图 4-49。

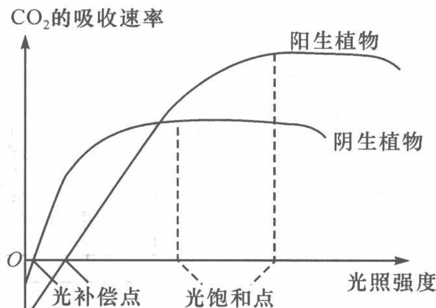


图 4-49　光照强度与光合速率的关系（改自潘瑞炽等）

图中的纵坐标表示的 CO_2 吸收和放出量是一个细胞光合作用吸收的 CO_2 量和呼吸作用放出的 CO_2 量的差值。

①光补偿点　当光强从 0 增加到一定数值时，植物体的光合速率等于呼吸作用氧化分解有机物的速率，这时的光强称为光补偿点。

不同植物以及同一植物体在不同的生态条件下其光补偿点不同，并且随温度、水分和矿质营养等条件的不同而发生变化；其中温度的影响最显著，温度升高时呼吸作用增加比光合作用增加更快，光补偿点就会提高。阴生植物比阳生植物的光补偿点要低。光补偿点较低的植物在较低的光强度下能够积累较多的光合产物。

②光饱和点　在光照较低时，植物光合速率随光强的增加而相应增加，但光强进一步提高时，光合速率的增加幅度就逐渐减小；当光照超过一定值时，光合速率就不再增加，这种现象称为光饱和现象。开始达到光饱和现象时的光照强度称为光饱和点。

不同植物的光饱和点不同。C_4 植物比 C_3 植物的光饱和点高，可达到 10 万 lx；因此自然条件下 C_4 植物通常没有明显的光饱和现象，而 C_3 植物的光饱和点只有全光照的 1/4～1/2。有些阴生植物或阴生叶在光照强度不到 1 万 lx 即达到光饱和点，阳生植物的光饱和点更高。光饱和点较高的植物在较强的光照下能积累更多的光合产物。

光饱和现象产生的原因主要有两方面：①数量有限的光合色素和光化学反应来不及利用过多的光能；②更主要的往往是 CO_2 的固定及同化速度较慢，不能与光反应、电子传递及光合磷酸化的速度相协调。

③光通过调节气孔开闭和 RuBP 羧化酶、1,6-二磷酸果糖磷酸酯酶等活性，以及光合机构的发育来影响光合作用速率　处于黑暗或弱光下的植物经强光照射后，叶片的光合速率往往会逐步增高，最后才达到较高的稳态水平，这就是所谓的光合作用诱导期。在前期，光合速率主要受卡尔文循环的中间产物水平和酶活化水平的限制，后期主要受气孔大小的限制。

④光抑制　光能过剩对光合作用有不利影响，称光抑制。光抑制的最显著的特征是 PSⅡ的光化学效率降低和光合碳同化的量子效率降低。机理尚不清楚，可能是 PSⅡ的机构被破坏和能量耗散过程加强。在夏季晴天中午，小麦、水稻、棉花、大豆等许多 C_3 植物都呈现光抑制，加上叶片的气孔有不同程度的关闭，因而出现“光午休”现象。

2. 温度　光合作用中 CO_2 的同化过程，即所谓的暗反应是一系列的酶促反应。由于温度可以影响酶的活性，因而对光合速率有明显影响。温度也影响叶绿体的超微结构、气孔的开闭及呼吸速率等。

（1）温度三基点　温度对光合作用的影响同对其他生化过程的影响一样，存在着温度三基点：最低点、最适点和最高点。一般作物光合作用的最低温为 2～10℃；最适温度是 25～30℃；而在 35℃ 以上时，光合速率开始下降，40～50℃ 时，即完全停止。

（2）高温或低温都会造成光合速率下降　如图 4-50，51 所示。其主要原因是：

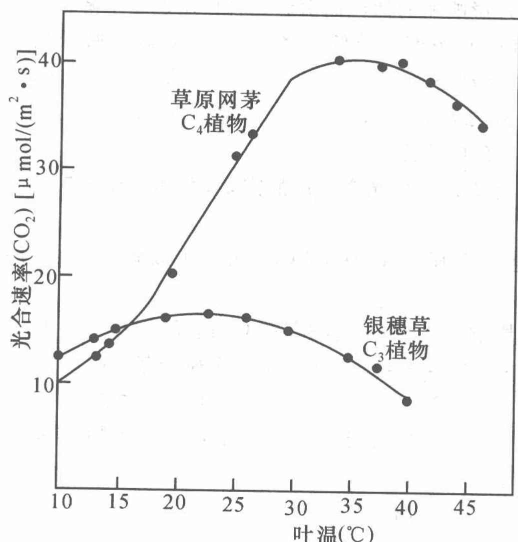


图 4-50　C_3 植物和 C_4 植物的光合速率与温度的关系曲线

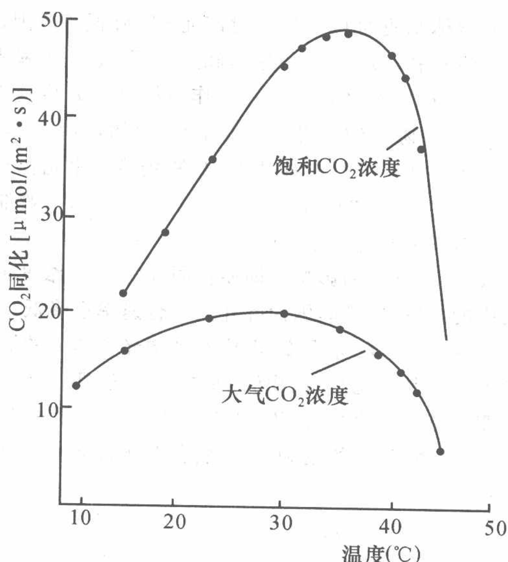


图 4-51　不同 CO_2 浓度下温度对光合速率的影响

①在高温下：a. 光合机构关键成分的热稳定性降低；b. 失水过多，影响气孔开度，CO_2 供应减少；c. CO_2 在叶绿体基质中的溶解度和 RuBP 羧化酶对 CO_2 的亲和力降低；d. 呼吸最适温高于光合最适温，于是呼吸速率的增加幅度大于光合速率的增加幅度。

②在低温下：叶片光合作用的限制因素通常不是气孔大小，而是叶绿体中无机磷的再生过慢，光反应和暗反应中一些需磷的中间产物如 ATP 不能及时合成；低温能促进光抑制甚至光氧化，低温使酶活性降低，甚至使叶绿体超微结构受到损伤等。

据图 4-50 所示，C_4 植物的最适温明显比 C_3 要高，这是由于 PEP 羧化酶最适温高于 RuBP 羧化酶的最适温；同时，随温度升高 C_3 植物光呼吸显著上升而 C_4 植物的光呼吸始终很低。

据图 4-51 所示，供给植物的 CO_2 浓度越高，植物光合速率及其最适温也明显提高，这是 CO_2 浓度高时抑制了光呼吸的缘故。

3. 水分　叶片接近水分饱和时，才能进行正常的光合作用。而当叶片缺水达 20%左右时，光合作用受到明显抑制。虽然水分是光合作用的原料之一，但植物吸收的水分，仅很少一部分(约 5% 以下)用于光合作用。因此，水分缺乏使光合速率下降主要是间接的原因，并表现在两个主要方面。①水分亏缺可使气孔开度减小甚至关闭，进而影响 CO_2 向细胞内的扩散。②水分亏缺可影响叶片的正常生长，造成光合面积减少，因此间接影响了光合速率。

相反，下雨或空气湿度太大，叶肉细胞处于低渗状态，光合作用速

4. 空气　CO_2 是光合作用的原料之一。空气中的 CO_2 浓度的高低明显影响光合速率。

(1)空气中 CO_2 浓度的影响

①CO_2 饱和点　如图 4-52 所示，在一定范围内，植物的光合速率是随 CO_2 浓度增加而增加，但到达一定程度时再增加 CO_2 浓度，光合速率也不再增加，甚至会有所降低，这时外界的 CO_2 浓度称为 CO_2 饱和点。

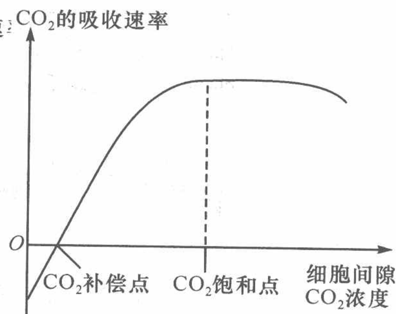


图 4-52　CO_2 浓度对光合速率的影响
其中：曲线上点的斜率为羧化效率；CO_2 饱和点时的光合速率体现了叶片的光合能力

大气 CO_2 浓度升高对植物的影响包括两个方面：一方面增加叶片内外 CO_2 浓度梯度，促进 CO_2 向叶内扩散；另一方面，大气 CO_2 浓度过高会引起气孔开度减小而使气孔阻力增大，阻止 CO_2 扩散到叶肉。叶绿体内的 CO_2 浓度过高会因为光反应供给的 ATP 和 NADPH 有限，暗反应也不会继续加快。

叶绿体基质的 CO_2 浓度过高而 pH 降低等原因，通过影响酶的活性而引起光合作用速率下降。

②CO_2 补偿点　在 CO_2 饱和点以下，光合速率是随 CO_2 浓度的减低而降低，当 CO_2 浓度减低到一定值时，光合作用吸收 CO_2 与呼吸作用释放 CO_2 的速率达到动态平衡，这时环境中 CO_2 浓度即称为 CO_2 补偿点。C_4 植物的 CO_2 补偿点低于 C_3 植物，前者体积分数约为 1.0×10^{-5} 以下，后者约为 5.0×10^{-5} 以上。故 CO_2 在 5.0×10^{-5} 左右时，C_4 植物仍能积累光合产物，而 C_3 植物则不能。

空气中 CO_2 体积分数约 $(34\sim35)\times10^{-5}$，一般都不能满足植物光合作用的需要，尤其是在天气晴朗的中午更是成为光合作用的限制因子。

(2)空气气压的影响　即使在同样的 CO_2 浓度下，空气气压的降低引起 CO_2 分子扩散减慢和在叶绿体基质中的溶解度下降，因而叶片的光合速率也降低。

(3)CO_2 浓度、光强度、温度对植物光合速率的综合影响　由于 C_4 植物存在 C_4 途径，因而 CO_2 的补偿点和饱和点都要比 C_3 植物低，如图 4-53 左图所示。在相同的自然空气条件下，C_4 途径的存在使 C_4 植物的叶脉鞘细胞具有更高的 CO_2 浓度，同时 C_4 途径也需要消耗光能，所以 C_4 植物的光饱和点更高；但是在光照较弱时，由于 C_4 植物和 C_3 植物都几乎没有光呼吸，因而 C_4 植物的光补偿点要稍高于 C_3 植物，如图 4-53 右图所示。

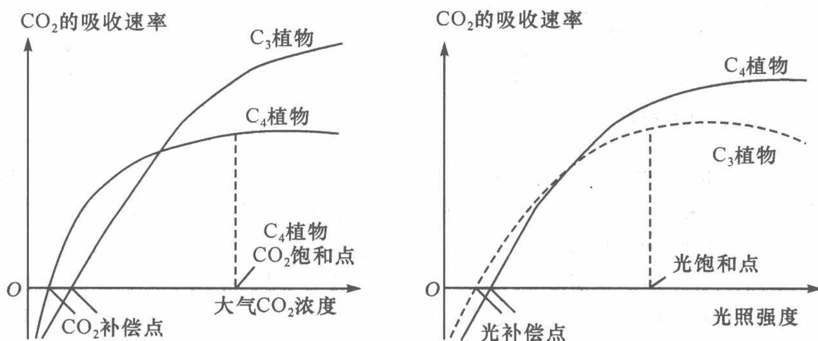


图 4-53　C_3 和 C_4 植物光合速率与 CO_2 浓度、光照强度的关系

CO_2 浓度和温度高低对同一颗植物的光饱和点和光补偿点有较大的影响。CO_2 浓度增高时，既能抑制呼吸作用，又能更及时地充分利用光反应产物，因而降低光补偿点而升高光饱和点（图 4-54）。温度升高时呼吸作用增强的幅度比光合作用增强的幅度更大，因而光补偿点升高；温度偏高或偏低时对光合作用的不利影响更大，因而光饱和点降低(图 4-54)。植物呼吸作用的最适温比光合作用的最适温稍高。

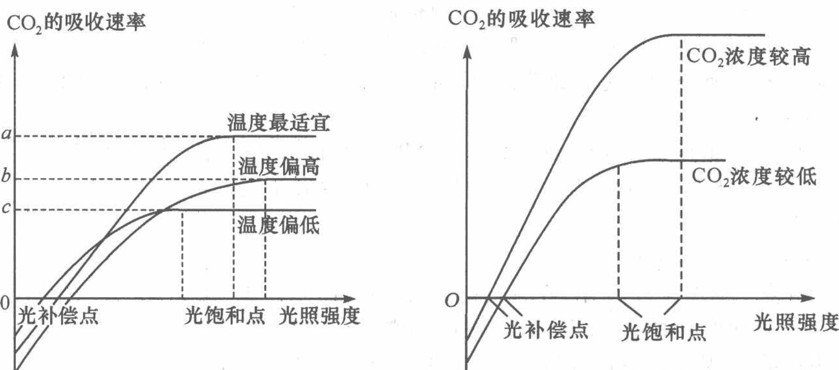


图 4-54　温度和 CO_2 浓度对植物光补偿点和光饱和点的影响

（图中的 b 与 c 值的大小与温度偏高或偏低的程度相关，b 不一定大于 c，但 b 和 c 一定都小于 a）

5.矿质营养　矿质元素直接或间接影响光合作用。氯、锰对水的光解，铁、铜、磷对光合电子传递及光合磷酸化，氮对酶的含量，氮、镁、铁、锰对叶绿素的组成或生物合成过程等都产生直接影响。钾、磷、硼对光合产物的运输和转化起促进作用，从而对光合作用产生间接影响。在一定范围内，营养元素增多，光合速率

就加快。

肥料三要素(N、P、K)中以氮对光合作用的效果影响最明显。因为氮是光合作用的酶、光合色素及光合机构有关组分的组成元素。因此,适当的氮素含量能促进光合速率与干物质的积累。因此,矿物质对光合作用的影响是多种多样的,保证植物矿质营养是促进光合作用的重要基础。

总之,光合作用受多种外界因素的综合影响。当各因子同时作用于光合作用时,光合速率往往受最低因子所限制。

第八节　糖代谢

糖类物质在生物界广泛分布,植物体中含量尤多。它对生命活动的主要作用是重要的能源和碳源物质。糖代谢包括糖的合成、分解、转变和运输等过程。其中合成的糖原和淀粉是糖在生物体内的贮存方式;糖的氧化分解是糖供给机体能量的主要代谢途径;血糖是糖在动物体内的运输形式,蔗糖是糖在植物体内的主要运输形式。

一、糖的分解代谢

糖的分解代谢包括多糖和寡糖的降解,以及单糖或磷酸单糖的呼吸氧化两个方面。后者已在本章第五节"生物氧化"中有了详述。

(一)淀粉和糖原的降解

淀粉和糖原的降解包括水解和磷酸解两种方式。

1. 淀粉或糖原水解成葡萄糖　完成这一过程需要α或β淀粉酶、α-1,6 糖苷键酶及麦芽糖酶的共同作用。α与β淀粉酶只能水解淀粉的α-1,4 糖苷键,不能水解α-1,6 糖苷键。α-淀粉酶可以水解淀粉或糖原中的任何一个α-1,4 糖苷键,水解直链淀粉时以麦芽糖为主,还有麦芽三糖及少量葡萄糖;水解支链淀粉或糖原时,除麦芽糖、葡萄糖外,还生成具有α-1,6 糖苷键的α-极限糊精。β-淀粉酶只能从糖链的非还原端开始,以麦芽糖为单位进行水解,产生麦芽糖和α-极限糊精。水解淀粉中的α-1,6 糖苷键的酶是α-1,6 糖苷键酶,例如植物中的R-酶和小肠中的α-糊精酶等。

麦芽糖在麦芽糖酶的催化下水解成葡萄糖。

2. 淀粉或糖原磷酸解生成葡萄糖-1-磷酸　淀粉或糖原在细胞内的降解,还可以经过磷酸化酶的磷酸解作用,将大分子的非还原端逐个移去葡萄糖残基,生成葡萄糖-1-磷酸。由于磷酸化酶也只能磷酸解α-1,4 糖苷键,因此还需要去分支酶和葡聚糖转移酶等的协助才能对淀粉或糖原进行彻底磷酸解(图 4-55)。糖原磷酸解成葡萄糖-1-磷酸再水解成葡萄糖的全部过程中,只有G-6-P的水解是发生在光面内质网膜的内腔面上,其他各步化学反应都发生在细胞质基质中。

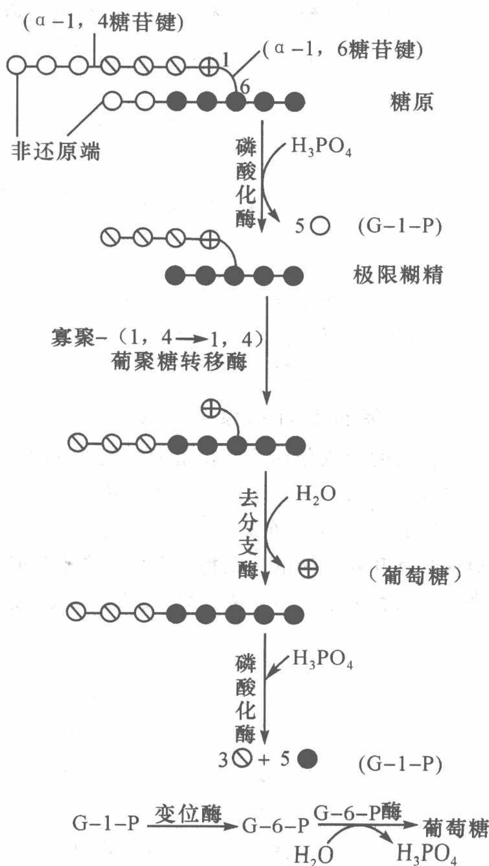


图 4-55　糖原的降解图解

3. 淀粉或糖原降解发生的场所

(1)动物消化道中的淀粉和糖原水解成葡萄糖　在动物的消化液中有α-淀粉酶和麦芽糖酶,能将淀粉或糖原最终水解成葡萄糖。淀粉或糖原在动物消化道中的水解有:

淀粉 → 糊精 → 麦芽糖 → 葡萄糖

(2)细胞中的淀粉或糖原降解　植物细胞中的淀粉降解既可以水解,也可以磷酸解。植物细胞质基质、造粉体和叶绿体基质中,还存在α与β淀粉酶、α-1,6糖苷键酶及麦芽糖酶,以水解淀粉成葡萄糖,用于转运或合成蔗糖等有机物。淀粉磷酸解成葡萄糖-1-磷酸,再异构成葡萄糖-6-磷酸进入糖酵解途径。

动物细胞中的糖原只能磷酸解。肝脏细胞、肾细胞和肠细胞的光面内质网膜的内腔面上分布有丰富的G-6-P酶,故能在肝脏中完成糖原水解成葡萄糖以调节血糖水平。但肌肉中缺乏此酶,并且细胞膜上没有磷酸葡萄糖的载体,所以肌糖原磷酸化成G-6-P不能离开肌细胞,只能直接进入糖酵解进行氧化供能。因此说肌糖原是区域性能源。

(二)其他多糖和寡糖的降解

1.纤维素的酶促水解　人的消化液中没有酶能水解纤维素的β-1,4糖苷键,但有不少的微生物如细菌、放线菌、真菌、原生动物等能产生纤维素酶及纤维二糖酶,将纤维素彻底水解成葡萄糖。

2.二糖的酶促水解　各种二糖在相应的二糖酶,如麦芽糖酶、纤维二糖酶、蔗糖酶、乳糖酶等的催化下,水解成葡萄糖等单糖。这些糖苷酶广泛存在于植物、微生物和动物的小肠液中。

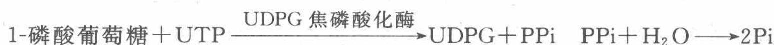
二、糖的合成代谢

生物细胞中各种糖的合成,都是直接或间接地来自于细胞光合作用产生的3-磷酸甘油醛。光合作用是生物界最基本的糖的合成代谢。这里介绍的是光合作用以外的糖的合成代谢。

(一)蔗糖的合成

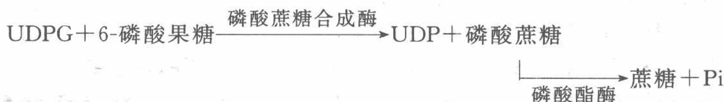
蔗糖在植物界分布最广,它不仅是重要的光合作用产物和高等植物的主要成分,而且是糖类在植物体中运输的主要形式。蔗糖在高等植物细胞的细胞质基质中合成,其主要途径有两种:

1.蔗糖合成酶　它能利用尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)作为葡萄糖给体与果糖合成蔗糖。具体反应是:





2.磷酸蔗糖合成酶　它也利用UDPG作为葡萄糖给体,但另一部分却是果糖磷酸酯。具体反应是:

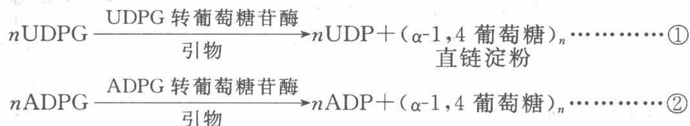


由于磷酸蔗糖合成酶的活性和平衡常数都较大,且磷酸酯酶也多,所以一般认为第2个途径是植物体合成蔗糖的主要途径。蔗糖合成酶有双重催化功能,所以在贮藏淀粉的组织细胞中先把蔗糖分解,再转变成淀粉的过程起重要作用。

(二)淀粉和纤维素的合成

淀粉的合成分别发生在植物细胞的叶绿体和造粉体中,纤维素的合成发生在细胞膜外表面。淀粉的合成与分解是通过两个不同的催化系统完成的。淀粉合成的实质是α-1,4糖苷键和α-1,6糖苷键的形成。

1.α-1,4糖苷键的形成,产生直链淀粉　与淀粉合成有关的酶类主要是尿二磷酸葡萄糖(UDPG)转葡萄糖苷酶和腺二磷酸葡萄糖(ADPG)转葡萄糖苷酶。在有"引物"存在的条件下,UDPG可转移葡萄糖至引物上。引物分子可以是麦芽糖、麦芽三糖、麦芽四糖,甚至是一个淀粉分子。具体如下:



近年来,人们认为高等植物合成淀粉的主要途径是②。

2.α-1,6糖苷键的形成,产生支链　在植物体中有Q酶,能催化α-1,4糖苷键转换为α-1,6糖苷键,使直链淀粉转化为支链淀粉。直链淀粉在Q酶作用下先裂解为分子较小的断片,而后将断片端部的那个葡萄糖残基的C_1与主链上某一葡萄糖残基的C_6之间形成α-1,6糖苷键,从而使淀粉产生分支,如图4-56。

（三）糖原的合成

动物机体各组织细胞都能利用葡萄糖合成糖原，但各组织中的糖原含量并不相同。肝脏和肌肉中贮存的糖原最多，分别称为肝糖原和肌糖原。脑组织虽然活动旺盛，消耗的能量很大，但其糖原贮备却非常少，因此必须不断地从血液中摄取葡萄糖来维持脑代谢的需要。糖原合成包括由酶催化的几步化学反应，需Mg^+及K^+参加，并消耗能量。由葡萄糖合成糖原的具体过程可分为三个步骤，与支链淀粉的合成类似。

第一步：葡萄糖→UDPG，其关键酶是 UDPG 焦磷酸化酶。

第二步：在糖原合成酶的催化下，一个个的 UDPG 将葡萄糖残基以 α-1,4 糖苷键连到糖原引物 R 的非还原端，形成 R-α-1,4 葡萄糖直链。

第三步：在分支酶催化下，由直链形成有分支的糖原。

糖原以颗粒状存在于动物细胞溶胶中，其颗粒直径大小不等，约 10～40nm。每个糖原颗粒含有的葡萄糖残基高达 12 万个，同时还含有催化糖原合成和降解的酶以及调节蛋白，以便糖原颗粒可随时被动员分解，也可以随时形成贮存的糖原颗粒，从两方面确保生命活动所需的能量。一个体重为 70kg 的人，他体液中的葡萄糖只含有约 160kJ 的能量，而体内的糖原甚至经过一夜饥饿之后剩下的部分所能提供的能量，还相当于体液葡萄糖所含能量的 15 倍。机体贮存的糖原作为能源大约可供机体 12 小时的需要。

糖原合成与分解的关键酶是磷酸化酶和糖原合成酶。两酶的活性均受磷酸化或脱磷酸化的共价修饰调节：磷酸化酶如果磷酸化就会有活性，如果脱磷酸化就失去活性；糖原合成酶如果磷酸化就会失去活性，如果脱磷酸化就会有活性。

综上所述，蔗糖、淀粉和糖原生物合成的可能途径概括为图 4-56 所示。

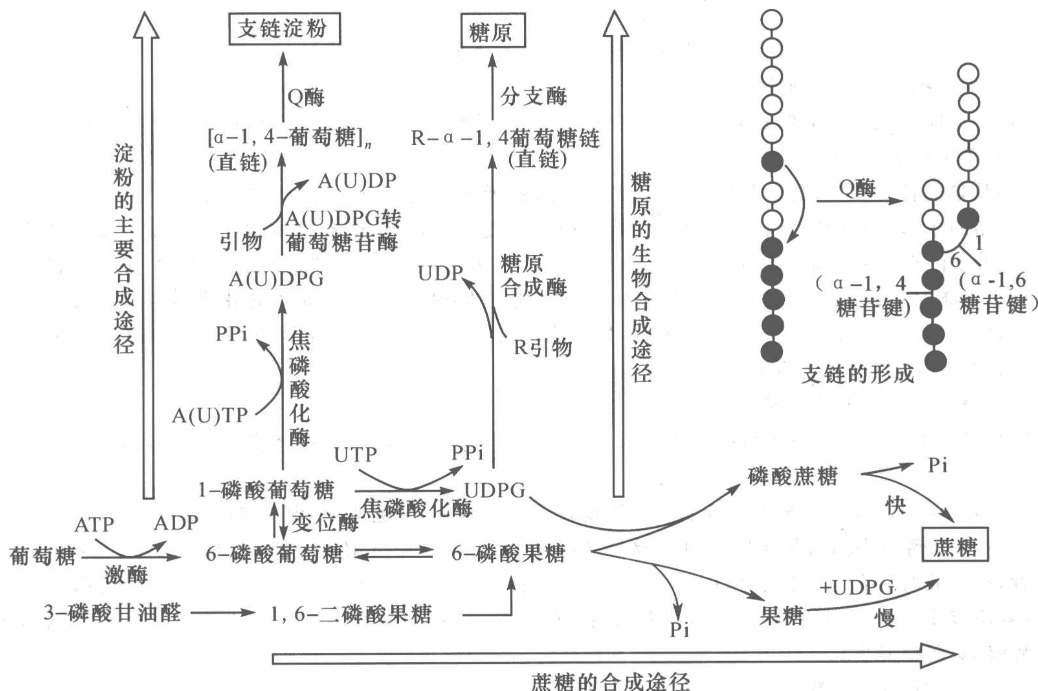


图 4-56 蔗糖和淀粉的生物合成途径

（四）糖的异生作用

糖异生作用是指非糖物质，如甘油、脂肪酸、丙酮酸、乳酸以及某些氨基酸等在肝脏细胞中转变成葡萄糖或糖原。

1. 丙酮酸异生糖的过程　丙酮酸异生糖的具体步骤基本上按糖酵解的逆行过程进行；但是，由于糖酵解过程有三个激酶的催化反应是不可逆的，因此在这三个步骤上是沿另外的途径进行的，如图 4-57 所示。

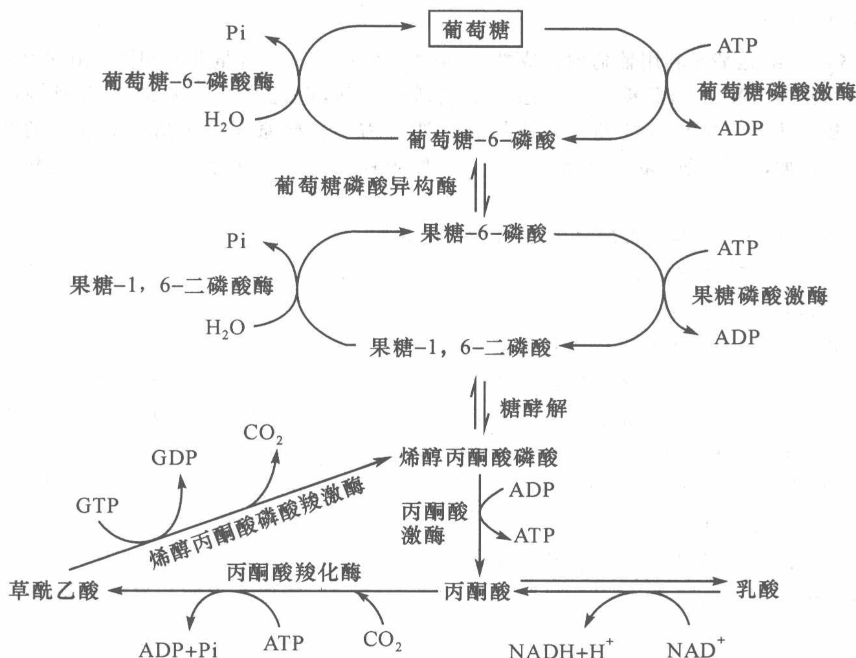


图 4-57　糖酵解和糖异生过程

（自上而下是糖酵解过程，自下而上是糖异生过程）

2.其他非糖物质异生糖的过程

(1)凡是能生成丙酮酸的物质均可以转变成葡萄糖。例如乳酸、三羧循环酸的中间产物的柠檬酸、α-酮戊二酸和苹果酸等。

(2)凡是能转变成(1)的氨基酸，如丙氨酸、谷氨酸、天冬氨酸等均可转变成葡萄糖。

(3)脂肪水解产物的甘油转变为磷酸二羟丙酮后转变成葡萄糖，但动物体中的脂肪酸β氧化产生的乙酰 CoA 由于没有乙醛酸循环体而不能异生成葡萄糖；因为乙酰 CoA 不能逆转为丙酮酸，进入柠檬循环后其中的 2 个碳又会以 2 个 CO_2 的形式释放掉。植物细胞的脂肪酸和甘油都能转化为糖(图 4-22)。

(4)反刍类动物糖异生途径十分旺盛，牛胃细菌可将纤维素分解成乙酸、丙酸、丁酸等，奇数脂肪酸可转变成琥珀酰 CoA，然后异生成葡萄糖。

糖的异生作用可归纳为图 4-58。

3.糖异生的调控　糖异生与糖酵解是两个相反的代谢途径。对两条途径代谢速度的协调控制主要有下列环节：

(1)高浓度的 6-磷酸葡萄糖可抑制己糖激酶，活化 6-磷酸葡萄糖激酶，促进糖的异生。

(2)1，6-二磷酸果糖酶是糖异生的关键酶，磷酸果糖激酶是糖酵解的关键调控酶。ATP 激活前者，抑制后者，柠檬酸对后者也有抑制作用。2，6-二磷酸果糖是调节两酶活性的强效应物。当葡萄糖含量丰富时，激素调节使 2，6-二磷酸果糖增加，从而激活磷酸果糖激酶，并强烈抑制 1，6-二磷酸果糖酶的活性，从而加速酵解，减弱糖异生。

(3)丙酮酸羧化酶是糖异生的另一调节酶，其活性受乙酰 CoA 和 ATP 激活，受 ADP 抑制。

(4)丙酮酸激酶调控糖酵解速度，ATP、丙酮酸、NADH 对该酶的活性有抑制作用，但对 1，6-二磷酸果糖酶则有激活的作用。

(5)糖异生作用由肾上腺糖皮质激素和胰高血糖素促进，而甲状腺激素能提高肾上腺皮质激素和胰高血糖素的促进作用。

糖
3-磷酸甘油醛（PGAL）
磷酸二羟丙酮
甘油
脂肪
脂肪酸
甘氨酸
半胱氨酸
丝氨酸
苏氨酸
丙氨酸
丙酮酸
色氨酸
β-羟丁酸
酮体
乙酰CoA
乙酰乙酰CoA
乙酰乙酸
丙酮
磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）
赖氨酸
亮氨酸
天冬氨酸
草酰乙酸
天冬酰胺
三羧酸循环
CO_2
延胡索酸
α 酮戊二酸
有3种氨基酸1个分解成2个不同的更小的有机分子以下图示
琥珀酰CoA
谷氨酸
酪氨酸
CO_2
缬氨酸
甲硫氨酸
较小分子
小分子
组氨酸 谷氨酰胺
精氨酰 脯氨酸
苯丙氨酸
异亮氨酸
大分子

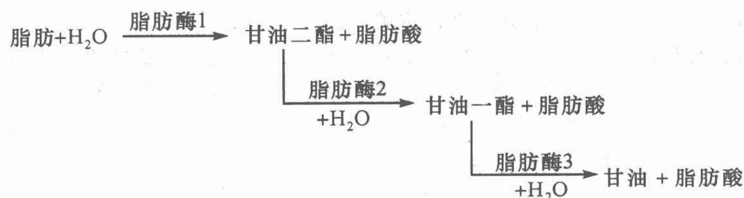
图 4-58 动物细胞糖的异生作用图解
（植物细胞还能利用乙酰 CoA 合成琥珀酸进而合成糖类，见图 4-23）

第九节 脂类代谢

一、脂肪代谢

（一）脂肪的分解和转化

1. 脂肪的水解　无论在消化道中还是细胞内的脂肪，都能在脂肪酶的作用下水解：



动物消化道中的脂肪都会被相关的脂肪酶所水解，胆汁有促进水解的作用。细胞中的脂肪，一般只有在作为能源的糖类供给不足时才会被水解。

上式中的各种酶，在动物消化道中是指胰脂肪酶和肠脂肪酶，这一水解过程称为脂肪的消化。储存在脂肪细胞中的脂肪，被脂肪酶逐步水解为游离脂肪酸(FFA)及甘油并释放入血以供其他组织细胞氧化利用，该过程称为脂肪的动员。在脂肪动员过程中，上式中的脂肪酶1是指激素敏感性脂肪酶(HSL)。当禁食、饥饿或交感神经兴奋时，肾上腺素、去甲肾上腺素、胰高血糖素等分泌增加，作用于脂肪细胞膜表面受体，激活腺苷酸环化酶，促进cAMP合成，激活依赖cAMP的蛋白激酶，使胞液内HSL磷酸化而活化。后者使甘油三酯水解成甘油二酯及脂肪酸，这步反应是脂肪分解的限速步骤，HSL是限速酶，它受多种激素的调控，故称为激素敏感性脂肪酶。能促进脂肪动员的激素称为脂解激素，如肾上腺素、胰高血糖素、促肾上腺皮质激素(ACTH)及促甲状腺激素(TSH)等。胰岛素、前列腺素E2及烟酸等抑制脂肪的动员，对抗脂解激素的作用。

2.甘油的代谢　甘油分子先形成磷酸二羟丙酮(详见本节的"L-α-磷酸甘油的生物合成")，磷酸二羟丙酮既可以沿糖酵解途径氧化分解，也可逆糖酵解途径生成1-磷酸葡萄糖，用以合成糖原或淀粉。

3.脂肪酸的氧化　具体见本章第六节"细胞呼吸"。人体各组织中脂肪代谢的相互关系如下图4-59所示。

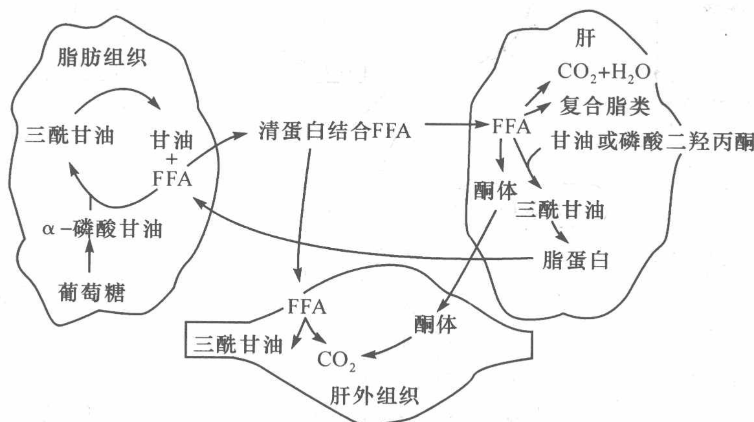


图4-59　脂肪组织、肝和肝外组织间脂类运行的主要途径以及脂类在这些组织中的代谢途径(FFA为游离脂肪酸)

4.乙酰CoA的代谢结局　乙酰CoA的产生途径主要有脂肪酸的β-氧化、糖代谢和能够产生乙酰CoA、乙酰乙酸CoA的氨基酸代谢(图4-58)。在肝脏线粒体中脂肪酸一旦降解，生成的乙酰CoA可以有几种代谢结局：其中最主要的当然是进入柠檬酸循环和氧化磷酸化；其二是用于合成胆固醇；其三是步上脂肪酸代谢的逆方向合成脂肪酸；其四是转化为乙酰乙酸、β-羟丁酸和丙酮等三种酮体(图4-60)。

乙酰CoA由于既不能逆转为丙酮酸，在动物细胞中也不能合成草酰乙酸，所以动物细胞的乙酰CoA不能合成糖类物质。植物细胞由于具有乙醛酸途径，乙酰CoA通过这一途径合成草酰乙酸而异生成糖类物质。

5.酮体的生成和氧化　酮体主要在肝线粒体内合成而又在肝外线粒体氧化供能。其原因有：

(1)肝脏细胞线粒体中的酮体生成酶的活性特别高，但又缺少利用酮体的酶。肾细胞内也有一定量的酮体生成酶，因而也能合成一定量的酮体。

(2)酮体的分子很小，并且容易溶解在水中。因此在肝细胞内生成后很容易透出细胞进入血液循环，运送到肝外组织，肝外组织能迅速把酮体又转变为乙酰一CoA，再参加三羧酸循环氧化供能。

(3)肝细胞合成酮体能及时运出，促进脂肪的水解和脂肪酸的β-氧化。

乙酰一CoA的去向有四个，但在线粒体中的乙酰一CoA去向是由草酰乙酸决定的，草酰乙酸能与乙酰一CoA反应生成柠檬酸而使乙酰一CoA中的乙酰基被带入柠檬酸循环中继续被氧化。人在饥饿或糖尿病的状态下，肝脏细胞线粒体中的草酰乙酸会有更多的异生成糖类，这样会促进脂肪的水解和脂肪酸β-氧化，产生的乙酰一CoA很少进入柠檬酸循环，更多的进入酮体的合成途径，这也与肝脏细胞中的酮体生成酶的活性特别高有关。肝脏细胞合成的酮体进入血液而运至肝外组织作为能源被利用。

据测定，脑组织在正常情况下主要是利用血糖供能，而在严重饥饿和糖尿病酮血症时则主要依赖血液中的酮体供能。因此，酮体是肝脏输出脂肪酸能源的一种形式。

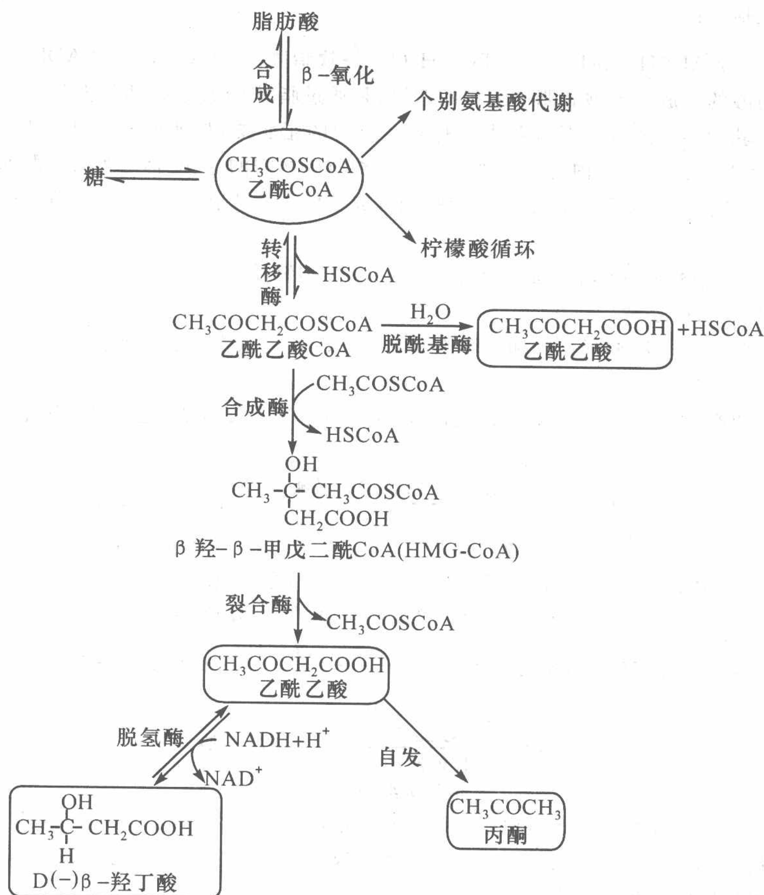


图 4-60　酮体的生成

（二）脂肪的生物合成

1 个脂肪分子是由 1 分子的 α-磷酸甘油和 3 分子的脂酰 CoA 为直接原料合成的。

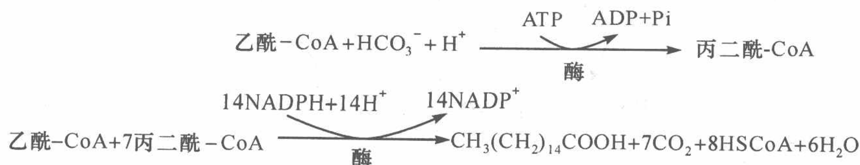
1. 脂酰 CoA 的生物合成

(1)细胞质基质中脂肪酸的生物合成

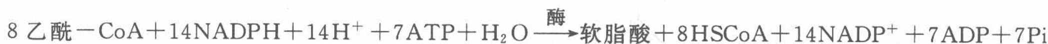
①合成原料　生物机体都能利用乙酰辅酶 A 为直接碳源合成脂肪酸，特别以高等动物肝脏、脂肪组织和乳腺占优势。脂肪酸的合成系统与氧化系统不同：第一，场所不同，大部分脂肪酸的合成是在细胞质基质中进行的，而脂肪酸的氧化仅能在线粒体和过氧化物酶体中进行。第二，需要酶体系不同。

②乙酰辅酶 A 的来源　乙酰－CoA 通常可由线粒体中丙酮酸氧化脱羧，氨基酸降解，长链脂肪酸 β-氧化产生。

③饱和脂肪酸的生物合成过程　目前发现，在动物体中，最初合成的只能是软脂酸(16C)，以软脂酸为前体通过相应其他酶的作用才能产生更长链或不饱和的脂肪酸。现以软脂酸的合成为例，它需要 8 个乙酰－CoA 单位中，但只有一个以乙酰－CoA 的形式参与合成，其余 7 个皆以丙二酰－CoA 形式参与合成。丙二酰－CoA 是由乙酰－CoA 和 HCO_3^- 羧化形成的。乙酰－CoA 和 7 个丙二酰－CoA 连续缩合，释出 7 分子 CO_2 形成软脂酸，起还原剂作用的是 NADPH，具体如下：



整个反应可概括为：



④不饱和脂肪酸的合成　不饱和脂肪酸中的双键，是通过脂酰 CoA 加氧酶的催化下，发生氧化反应引入脂肪酸链的。哺乳动物体内自己不能合成具有多个双键的脂肪酸，如亚麻酸和亚油酸只能从食物中获得，而这两种不饱和脂肪酸又是体内合成多种其他重要物质所必需的，因此称之为必需脂肪酸。

(2)线粒体和内质网中脂肪酸链的延长　脂肪酸合成酶体系合成软脂酸后，继续延长碳链，可由两个酶系统经两条途径完成：

①在线粒体中，软脂酸或其他饱和或不饱和脂酰－CoA 碳链的延长，是将乙酰 CoA 连续加到软脂酸羧基末端并由 $NADPH+H^+$ 还原。

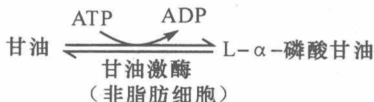
②在光面型内质网中也能够延长饱和或不饱和脂酰－CoA 的碳链。它的特点是利用丙二酰－CoA 而不是用乙酰－CoA，还原过程同样需 $NADPH + H^+$。

(3)脂酰 CoA 的产生　脂酰 CoA 既可以用乙酰 CoA 按上述直接合成，也可以通过下式获得：



2. L-α-磷酸甘油的生物合成　参与合成脂肪的 L-α-磷酸甘油有两个来源，它的正常前体是磷酸二羟丙酮，是糖酵过程的一种中间产物。另一个来源是脂肪降解产生的甘油，在甘油激酶催化下与 ATP 作用而生成：





3. 脂肪的生物合成　肝脏和脂肪组织是合成脂肪最活跃的组织。小肠黏膜在吸收脂类后也能合成大量的脂肪，高等植物也能大量合成脂肪，微生物含脂肪量较少。具体合成过程见图 4-61，其场所是内质网膜腔中。植物和微生物体内脂肪的生物合成途径与动物相似。

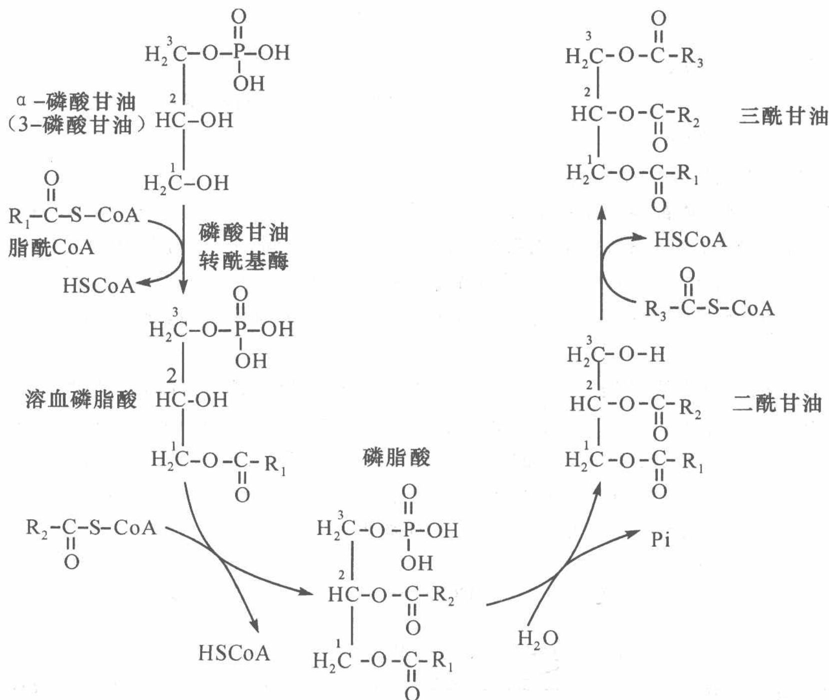


图 4-61　脂肪的生物合成

二、磷脂代谢

(一)磷脂的降解

磷脂又称甘油磷酸脂,在生物体内经磷酸甘油酯酶(有四类)催化,被水解为甘油、脂肪酸、磷酸和各种氨基醇(如胆碱、胆胺和丝氨酸)等。不同的磷酸甘油酯酶分别作用于磷脂分子的不同酯键,一个磷脂分子共有四个酯键。磷脂的水解产物甘油和磷酸可参加糖代谢,脂肪酸可进一步被氧化。各种氨基醇可以参加磷脂的再合成或转变为其他物质。

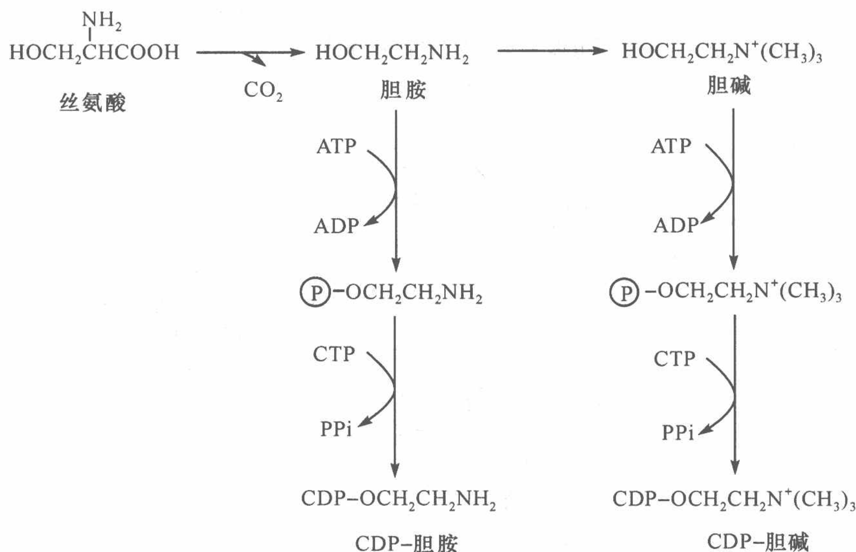
(二)磷脂的生物合成

磷脂是分布最普遍、含量最多、分子中含有甘油的一类磷脂。最简单的甘油磷脂是磷脂酸,它是体内合成甘油三酯和其他甘油磷脂(如卵磷脂、脑磷脂、丝氨酸磷脂和肌醇磷脂)的中间物质。甘油磷脂的合成,一部分是食物消化吸收后在肠壁合成的,一部分则是在各组织细胞中合成的。肝内磷脂的合成最为活跃,它是血中磷脂的主要来源。

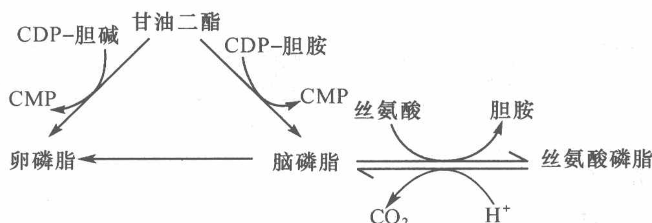
磷脂合成的原料是3-磷酸甘油、脂酰辅酶A和胆碱、胆胺或丝氨酸等。

1.甘油二酯的合成 其原料是3-磷酸甘油和脂酰—CoA,两者可来自脂肪,也可由糖转变而来。如图4-61所示。

2.CDP—胆胺和CDP—胆碱的合成



3.卵磷脂、脑磷脂和丝氨酸磷脂的合成



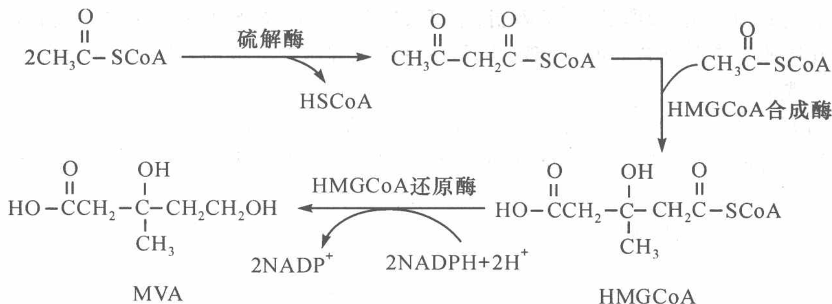
三、胆固醇代谢

(一)胆固醇的生物合成

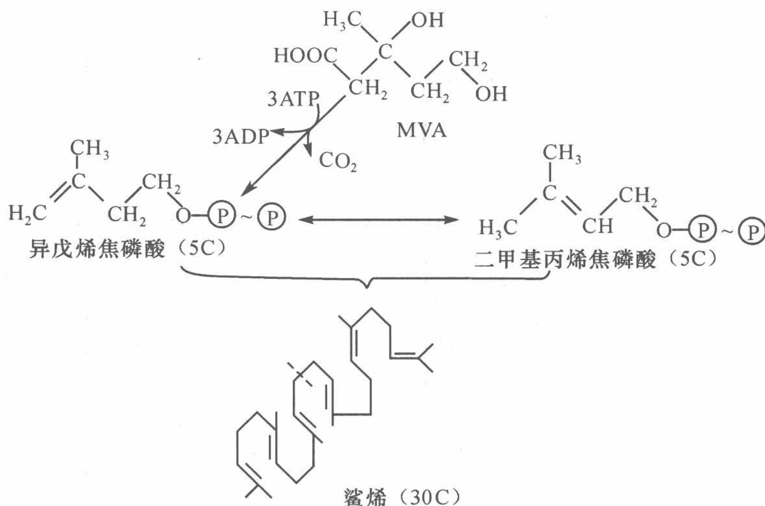
成人除脑以外，几乎所有的组织均能合成胆固醇，但绝大多数的胆固醇生物合成都是在肝脏中进行的。肝脏不仅合成胆固醇的速度最快，并且又能迅速地以脂蛋白形式输送到血液中。血液中胆固醇大部分来自肝脏，一部分来自动物性食物。

乙酰－CoA 的乙酰基是合成胆固醇的原料，并需要 ATP 供能、NADPH 供氢。胆固醇合成酶系存在于细胞基质和光面型内质网中，合成过程复杂，可概括为三个阶段：

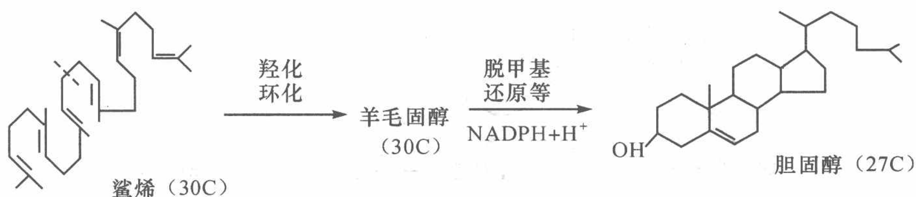
第一阶段：由 3 分子乙酰－CoA 缩合成甲基二羟戊酸(MVA)：



第二阶段：由 6 分子 MVA 经磷酸化反应、脱羧、脱羟基并缩合为 30 碳的多烯烃——鲨烯。



第三阶段：鲨烯经加单氧酶、环化酶等催化的多步反应，先环化成羊毛脂固醇，再经一系列氧化脱羧和还原等步骤，脱去三分子 CO_2，形成胆固醇(27 碳)。



(二)胆固醇的转化和排泄

实验证明，在人和动物体内胆固醇能转化为孕酮、肾上腺皮质激素、雄性激素、雌性激素、维生素 D_3、胆汁酸等类固醇类物质，而且这些物质之间也可以相互转化。

胆固醇在人和动物体内不能彻底氧化，主要在肝内氧化并转化为胆汁酸，随胆汁排出，每日排出量约占

胆固醇合成量的40%。胆固醇也有少量直接进入小肠,但大部分和胆汁酸一起又通过肠肝循环重吸收入肝,小部分经肠道细菌还原为粪固醇排出体外。

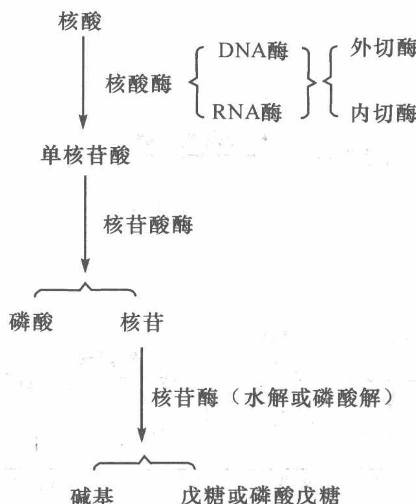
第十节 核酸代谢

核酸在机体中可由其他化合物作原料合成,因此核酸不属于营养必需物质。核酸代谢包括核酸的合成代谢和核酸的分解代谢。核酸的基本组成单位是核苷酸。核酸包括DNA和RNA。DNA的基本组成单位是脱氧核苷酸,RNA的基本组成单位是核糖核苷酸。

一、核酸的分解代谢

(一)核酸的降解和转化

动物等异养生物可以分泌消化酶类来分解食物或体外的核蛋白和核酸类物质,以获得各种核苷酸。在所有的生物细胞中都存在着分解核酸的酶系。核酸酶根据底物的不同,分为DNA酶和RNA酶;根据作用部位的不同则分为内切酶和外切酶。核酸的水解过程如下:

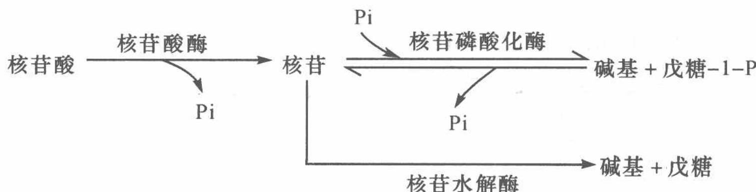


细胞中DNA的含量是相当恒定的,只有在细胞准备分裂时才复制,也只有在细胞衰老甚至自溶、死亡时才会被降解;而RNA却是可以随着细胞的生理变化而发生有选择性地降解或聚合的。

(二)核苷酸的分解代谢

1. 核苷酸的降解与转化　核苷酸的降解过程需要两类酶。核苷酸酶又称为磷酸单酯酶,它们中有的类型对任何核苷酸分子中的磷酸酯键都有促进磷酸解的作用。核苷磷酸化酶存在比较广泛,其所催化的反应是可逆的;核苷水解酶主要是植物和微生物体内,并且只能对核糖核苷起作用,对脱氧核苷没有作用,反应不可逆。这两种酶常有一定的专一性。

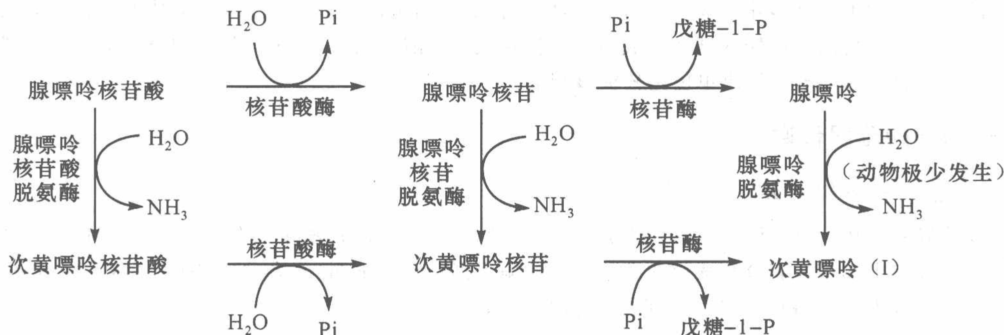
戊糖-1-P转变为戊糖-5-磷酸,再进入戊糖途径继续氧化分解,而碱基可以按以下过程继续分解。磷酸脱氧核糖则可能在组织中分解生成乙醛和甘油醛-3-磷酸,再进一步氧化分解。



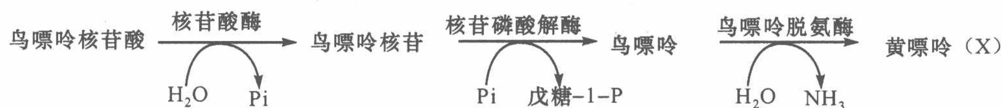
2. 碱基的分解与转化

(1)嘌呤的分解　嘌呤核苷酸分解产生戊糖-1-P、NH_3和次黄嘌呤或黄嘌呤,次黄嘌呤或黄嘌呤继续氧化,其产物与生物类型有关。

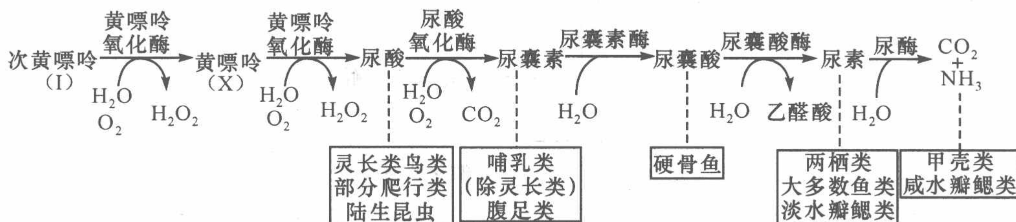
①腺嘌呤的分解代谢　腺嘌呤核苷酸可以通过三个途径,最终分解成次黄嘌呤、戊糖-1-P和NH_3。具体过程如下:在动物组织中腺嘌呤脱氨酶的含量极少,而腺嘌呤核苷酸脱氨酶和腺嘌呤核苷脱氨酶的活性很高,因此腺嘌呤的脱氨分解主要发生在核苷酸和核苷的水平上,然后再水解生成次黄嘌呤。



②鸟嘌呤的分解

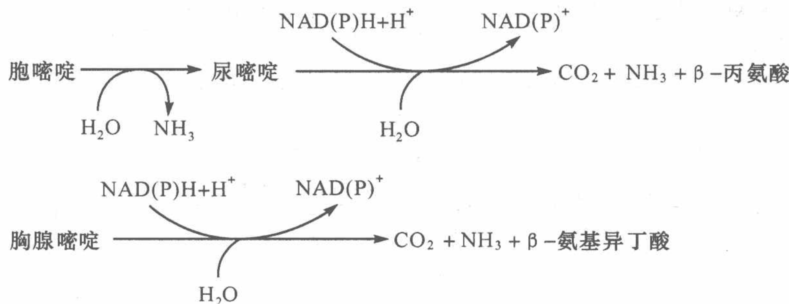


③次黄嘌呤和黄嘌呤的氧化作用



不同动物的嘌呤代谢终产物可能会有不同,譬如硬骨鱼的嘌呤代谢终产物是尿囊酸,而人的却是尿酸。具体见上述所示。植物和微生物体内嘌呤代谢途径大致与动物相似。

(2)嘧啶的分解代谢



上述两种β氨基酸产物可以参与有机酸代谢继续分解,但部分β-氨基异丁酸也可随尿排出。

二、核苷酸的生物合成

无论动物、植物还是微生物通常都能合成各种核苷酸。核苷酸在细胞内的合成的基本途径有二：①从某些氨基酸、氨基酰胺、核糖、磷酸和 CO_2 这些化合物合成核苷酸，故叫“从头合成”途径，为主要的合成途径；②核酸分解产生的碱基和核苷也可合成核苷酸，一般把这种转变途径叫“补救”途径(图 4-62)。

各种脱氧核苷酸由相对应的核糖核苷二磷酸去氧还原而成，如 ADP → dADP，图 4-62 所示。现已分别从细菌和动物组织中提取出催化此还原反应的酶系统。还原反应需 ATP 供能。

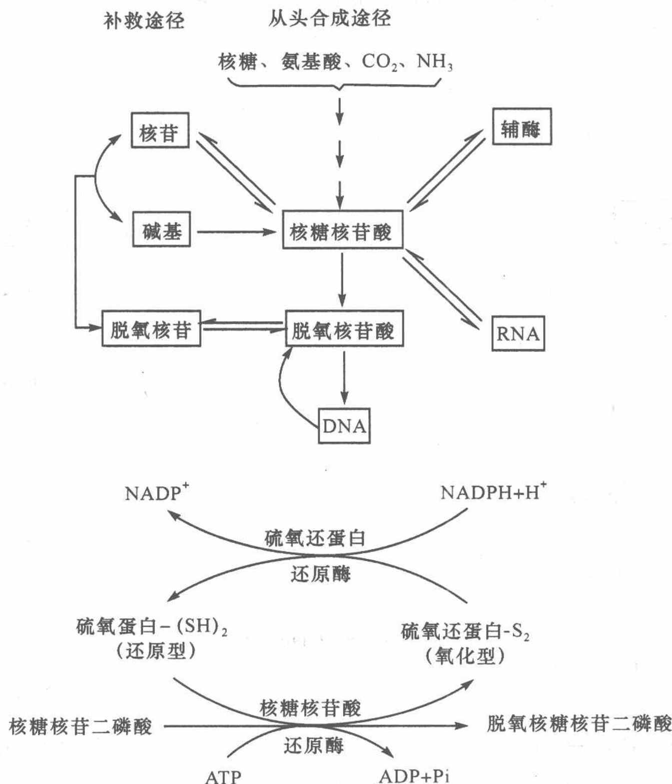
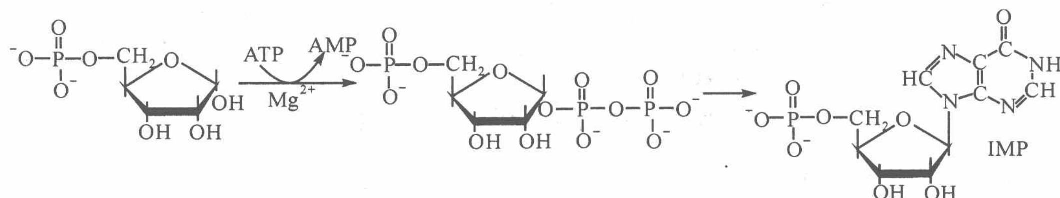


图 4-62　核苷酸合成的两条途径(上)及脱氧核糖核苷二磷酸的形成(下)

(一)“从头合成”途径

以下各类嘌呤核苷酸和各类嘧啶核苷酸之间的变化都是发生在碱基的有关基团上，不存在整个碱基之间的取代。

1. 各嘌呤核苷酸的合成及其转变关系　以磷酸核糖焦磷酸(PRPP)为原初构件分子，其他构件小分子有秩序地进入 PRPP 结构上而形成 IMP 分子；然后通过改变 IMP 分子中 I(次黄嘌呤)上的相应基团而成为腺嘌呤核苷酸和鸟嘌呤核苷酸。PRPP 和 IMP(5-磷酸次黄嘌呤核苷)的形成关系大致如下：



各嘌呤核苷酸的合成及其转变关系大致如图 4-63 所示。

2. 各嘧啶核苷酸的合成及其转变关系　先由某些简单的物质合成 UMP，然后通过改变 UMP 分子中 U(尿嘧啶)上的相应基团而成为胞嘧啶核苷酸和胸腺嘧啶核苷酸。与嘌呤核苷酸合成不同的是，生物体先

利用小分子化合物形成嘧啶环，再与核糖磷酸结合，并进一步形成尿苷酸。具体过程见图 4-63。

综上所述，嘌呤和嘧啶核的原子来源可归纳为图 4-64 所示。

（二）“补救”途径

生物体对外源的或核酸、核苷酸代谢产生的碱基、核苷也可重新利用合成核苷一磷酸，再形成核苷二磷酸、核苷三磷酸。以尿嘧啶、尿嘧啶核苷合成 UMP 为例来说明：

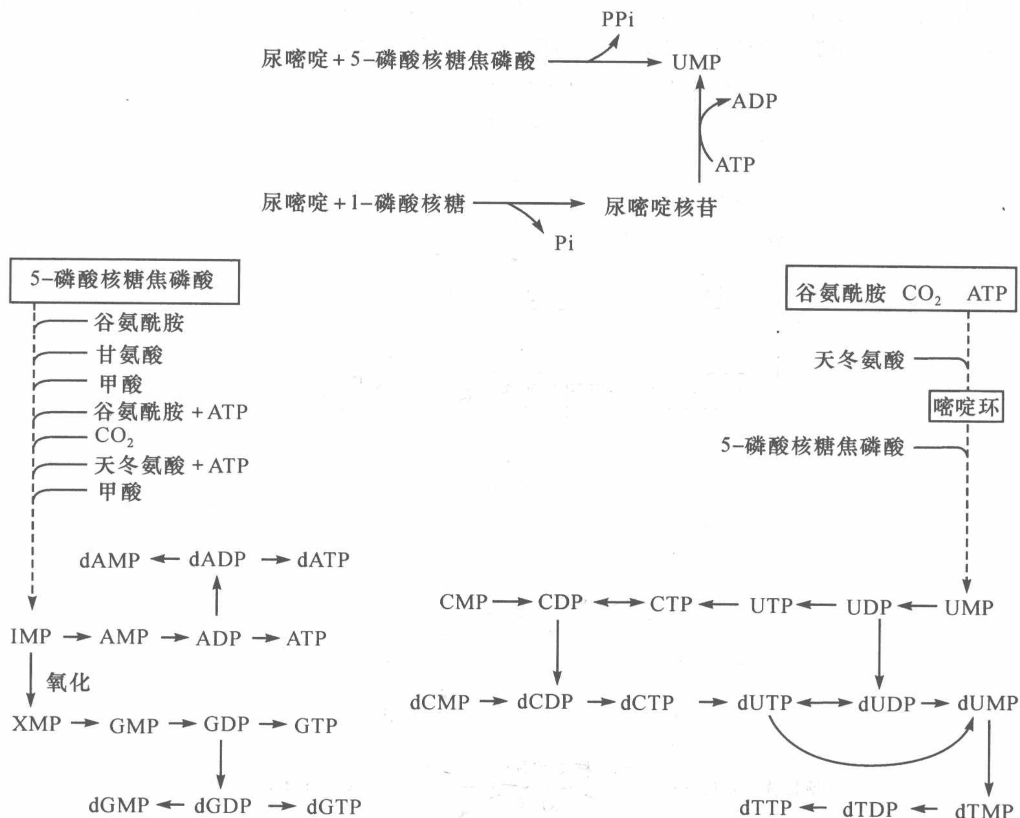


图 4-63　各嘌呤核苷酸（左）和各嘧啶核苷酸（右）的合成及其转变关系

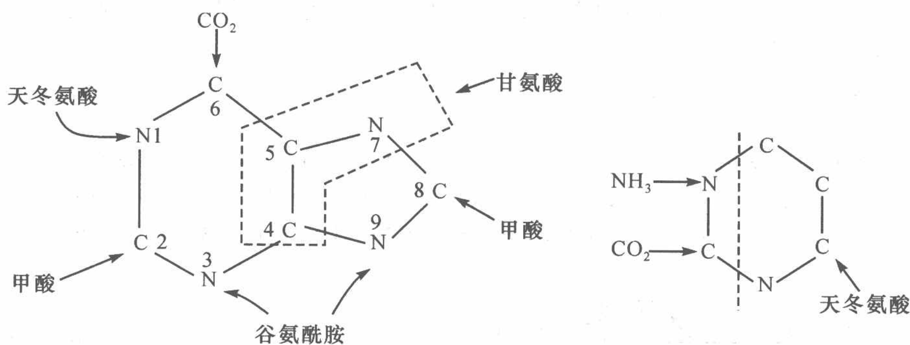


图 4-64　嘌呤和嘧啶核的原子来源

三、DNA 的生物合成

核酸的生物合成包括 DNA 的生物合成和 RNA 的生物合成。DNA 的生物合成方式有两种：一种是 DNA 的半保留复制，这是生物最普遍的现象；另一种是由 RNA 反转录成 DNA，这是某些自带有逆转录酶的 RNA 病毒感染寄主细胞后发生的 DNA 合成。无论哪一种方式合成 DNA 链，相关的酶都是沿着模板

DNA单链或RNA单链的3′→5′方向，按照碱基互补配对原则（A—T或A—U，G—C），催化四种5-三磷酸脱氧核苷聚合成DNA单链（同时释放出PPi），并按新链的5′→3′方向持续延长的。

（一）DNA的半保留复制过程

DNA作为遗传物质，它必须能够准确地自我复制，这样才能保证物种的稳定性，起遗传的作用。由于DNA是遗传信息的载体，在合成DNA时，决定其结构特异性的遗传信息只能来自其本身，因此必须以原来存在的分子作为模板来合成新的分子。DNA的双螺旋结构对于维持遗传的稳定性和复制的准确性都是极为重要的。DNA的半保留复制过程见图4-65。

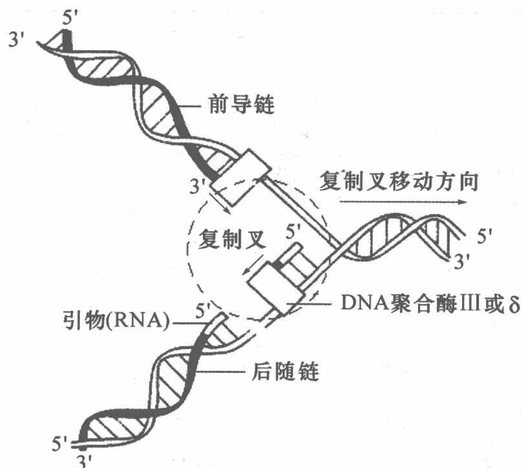


图4-65 DNA复制的过程

上面DNA链：DNA聚合酶将核苷酸沿DNA模板链3′→5′方向连成新链。

下面DNA链：DNA聚合酶仍沿母板链3′→5′方向陆续合成冈崎片段，再由各冈崎片段顺序连接而成新链。冈崎片段开始时都有一段引物（RNA），以后为修复系统移去，换成DNA片段。

1. DNA双螺旋的解旋　DNA在复制时，其双链首先解开，形成复制叉，而复制叉的形成则是由多种蛋白质和酶参与下发生的。

（1）单链DNA结合蛋白（ssbDNA蛋白）　ssbDNA蛋白能较牢固地结合在单链DNA上，以保证解旋酶解开的单链在复制完成之前能保持单链状态；它以四聚体形式存在于复制叉处，待单链复制后才脱下来，重复循环。所以，ssbDNA蛋白只保持单链的存在，不起解链作用。

（2）DNA解链酶　DNA解链酶通过水解ATP获得能量以解开双链DNA。这种解链酶分解ATP的活性依赖于单链DNA的存在。如果双链DNA中有单链末端或切口，则DNA解链酶可以首先结合在这一部分上，然后逐步向双链方向移动。复制时，大部分DNA解链酶可沿滞后链的模板的5′→3′方向并随着复制叉的前进而移动，只有个别的解链酶（Rep蛋白）是沿着3′→5′方向移动。故推测Rep蛋白和特定DNA解链酶是分别在DNA的两条母链上协同作用以解开双链DNA。

（3）DNA解链过程　DNA在复制前不仅是双螺旋而且处于超螺旋形态，而超螺旋状态的存在是解链前的必需结构状态，参与解链的除解链酶外还有一些特定蛋白质，如大肠杆菌中的Dna蛋白等。一旦DNA局部双链解开，就必须有ssbDNA蛋白以稳定解开的单链，保证此局部不会恢复成双链。解开的每条DNA单链都成了合成新的DNA子链的模板。

2. DNA子链的聚合和新DNA分子的形成

（1）DNA聚合酶和RNA引物

①DNA聚合酶的作用和类型　DNA聚合酶只能使DNA或RNA单链的3′端核糖上的3号碳原子上的羟基（即3′-OH），与游离的5′-三磷酸脱氧核苷的磷酸基之间脱去焦磷酸而缩合，使核酸单链按5′→3′方向延长，同时还必须有DNA模板的指导。

现已发现，细菌中的DNA聚合酶有五种，即DNA聚合酶Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ和Ⅴ；真核细胞中的DNA聚合酶有多种，哺乳动物细胞中有五种，即DNA聚合酶α、β、γ、δ和ε，如表4-7。其中，DNA聚合酶Ⅲ和δ在DNA复制过程中能催化脱氧核苷酸聚合成前导链和冈崎片段；DNA聚合酶Ⅰ和ε主要在DNA分子的损伤修复过程中起作用，与DNA复制过程中后随链的形成也有关系。DNA聚合酶α还能在RNA引物的基础上再聚合4～5个寡聚脱氧核苷酸，其他DNA聚合酶的作用有待于进一步研究。

②RNA引物的形成和作用　所有DNA的复制都是从一个固定起始点开始的，而DNA聚合酶只能延长已存在的DNA链，不能从单个脱氧核苷酸开始延长来合成DNA链。那新的DNA单链的合成是如何开始的？经大量实验研究证明，DNA复制时，往往先由引物合成酶利用DNA模板来合成一段由10个左右的

核糖核苷酸组成的 RNA 作为引物；再由 DNA 聚合酶在 RNA 引物的 3′端，逐个连上脱氧核苷酸而合成新的 DNA 单链。

表 4-7　几种 DNA 聚合酶的作用

蛋白质	细菌 DNA 聚合酶			哺乳动物 DNA 聚合酶（γ 在线粒体中，其他在核内）				
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	α	β	γ	δ	ε
功　能	修复	修复	DNA 合成	引物合成	修复	DNA 合成	DNA 合成	修复
具核酸 5′→3′外切酶的作用	＋，降解引物	—	—					
具核酸 3′→5′外切酶的作用	＋，校对并纠错	＋，校对并纠错	＋，校对并纠错			＋，校对并纠错	＋，校对并纠错	＋，校对并纠错
生物类型	细　菌			真核生物				
核 DNA 复制酶	DNA 聚合酶Ⅲ			DNA 聚合酶 δ				
合成引物的酶	Dna G 蛋白			DNA 聚合酶 α				
降解引物的酶	RNase H 和 DNA 聚合酶Ⅰ			RNase H1 和 MF-1（核酸 5′→3′外切酶）				
后随链缺口修复的酶	DNA 聚合酶Ⅰ和 DNA 连接酶			DNA 聚合酶 ε 和 DNA 连接酶				

（2）DNA 前导链的合成　DNA 复制时，双链 DNA 解旋成两股分别进行，其复制起点呈现叉子的形式，故称复制叉。以复制叉向前移动的方向为标准，一条模板链为 3′→5′走向，在其起始点开始合成一段 RNA 引物，然后以此为起点在 DNA 聚合酶Ⅲ（细菌）或 δ（真核生物）的催化下，连续合成 DNA 模板的互补子链，即前导链。

（3）DNA 后随链的合成　以复制叉向前移动的方向为标准，有一条模板链的走向是 5′→3′的，然而 DNA 聚合酶只能使核酸单链按 5′→3′方向延长，因而无法解释 DNA 的两条链同时进行复制的问题。20 世纪 60 年代，日本学者冈崎等人提出了 DNA 的半连续复制模型，并得到了科学实验的证实。冈崎认为，在复制叉向前移动的过程中，在 DNA 的 5′→3′方向的模板链上，DNA 聚合酶在 RNA 引物的基础上按 5′→3′方向合成一小段的 DNA 单链，然后逐段连成 DNA 的子链，该链称为后随链，又称滞后链。后随链合成的具体过程如图 4-66。

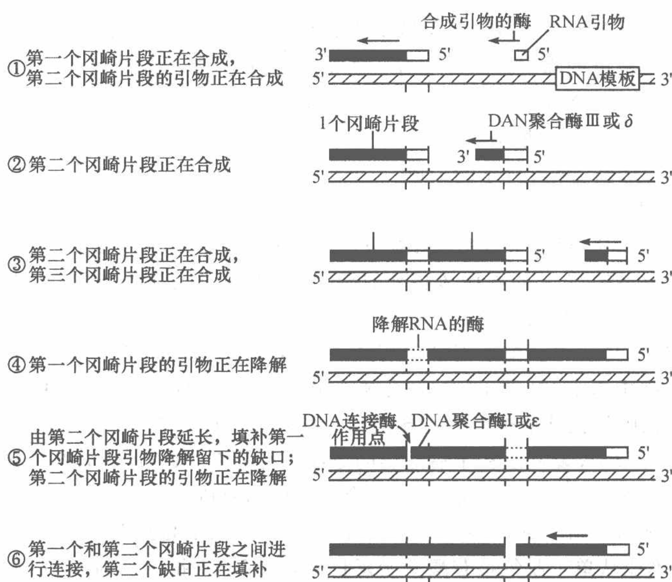


图 4-66　冈崎片段的合成和连接成 DNA 链图解

①冈崎片段的合成 这一过程由多种蛋白质和酶参与。冈崎片段的引发过程由引发体(由6种蛋白质构成)来完成。引发体在模板链上引发生成RNA引物,再由DNA聚合酶Ⅲ或δ催化合成DNA单链片段,直至遇到下一个引物或冈崎片段为止,即合成了一个冈崎片段。

②冈崎片段上的RNA引物的降解 在后一个冈崎片段形成时,前一个冈崎片段的引物在引物降解酶的作用下降解,形成一个缺口。

③两冈崎片段间脱氧核苷酸缺口的补齐 由于两冈崎片段之间RNA引物的降解,从而出现了核苷酸的缺口。在DNA聚合酶Ⅰ或ε的催化作用下利用5-三磷酸脱氧核苷按5′→3′方向补齐缺口。

④两冈崎片段间的连接 这一过程由DNA连接酶的催化作用下形成一个磷酸酯键而完成,最终形成后随链。

由上述可知,前导链的复制是连续的,而后随链的复制是半连续的,故称为DNA双螺旋的半不连续复制。同时也表明,DNA复制是边解旋边复制的,并且复制成的两个DNA分子分别保留了原DNA分子的一条母链,这种复制称为半保留复制(图4-67)。这种半保留复制得到了同位素标志的实验验证。

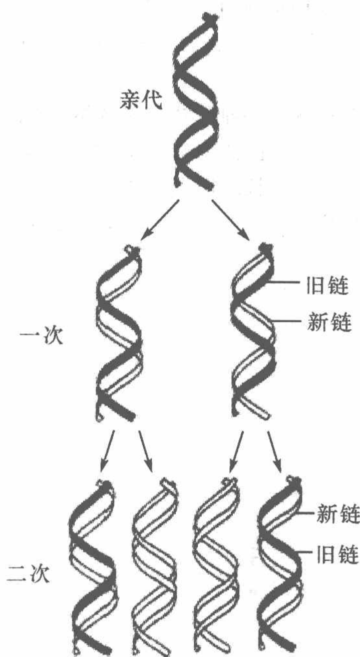


图4-67 DNA分子的半保留复制图解

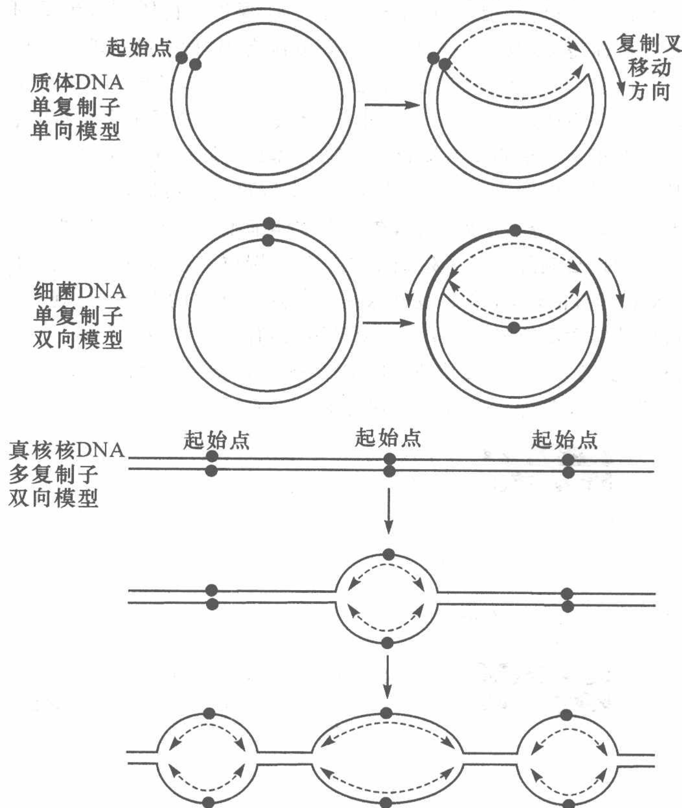


图4-68 DNA复制单复制子和多复制子及复制方向的差异

(二)DNA复制的起点、方向和速度

实验证明,DNA的复制是由一个固定的起点开始的。细胞内存在着能识别起始点的特种蛋白质。一般把生物体的单个复制单位称为复制子。一个复制子只含一个复制起点,含有$(3\times10^4)\sim(8\times10^5)$个碱基对,约10～250μm长。

一般说,细菌、病毒、质体及线粒体DNA分子均为单个复制子完成其复制,并且质体和线粒体的DNA分子复制是单向进行的;真核生物核DNA包括多个复制子,甚至多到几千个,并可以同时在多个复制起点上进行双向复制,如图4-68所示。

实验表明,大多数生物体内DNA的复制都是从固定的起始点,以双向等速方式进行的。

最后作点说明：DNA 复制有多种机制，即使在同一个细胞里，也可因环境—酶的丰富程度、温度、营养条件等的不同而具有不同的起始机制和链延长的方式。

（三）DNA 复制的原料和条件

1. 原料　DNA 复制所需要的原料是 A、G、T、C 相应的 5-三磷酸脱氧核苷，即 dATP、dGTP、dTTP 和 dCTP。

2. 条件　DNA 解链酶、DNA 聚合酶、DNA 连接酶、引物酶、RNA 降解酶、多种蛋白质，以及 ATP、GTP、UTP 和 CTP 等。

3. 发生时期　核 DNA 复制发生在细胞周期中的 S 期；质体 DNA 复制发生在 G_1 期；线粒体 DNA 复制在整个细胞周期中都可发生，但主要发生在 S 和 G_2 期。

（四）端粒和端粒酶

早在 1941 年，McClintok 就提出了端粒假说，认为线性染色体末端必然存在一种特殊的结构—端粒。现在证实染色体端粒的作用至少有三：①保护染色体末端免受损伤，使染色体保持稳定；②与核纤层相连，使染色体得以定位；③与 DNA 能否复制有关，没有端粒的 DNA 不会复制。

由于 DNA 聚合酶Ⅰ或 ε 催化合成 DNA 单链时，需要自由 3′-OH 作为引物，最后余下子链的 5′端（RNA 引物切除以后）无法填补，于是染色体会短了十个左右的脱氧核苷酸的链长。

在正常体细胞中普遍存在着染色体每复制一次端粒就短一点的现象。人们推测，可能一旦端粒缩短到某一阈限长度以下时，它们就发出一个警报，指令细胞进入衰老，或许是当细胞判断出它们的染色体已变得太短了，于是分裂也就停止，造成正常体细胞寿命有一定界限。

为什么癌细胞和生殖细胞中染色体端粒一直维持在一定长度呢？这是因为这些细胞中的端粒酶（含有 RNA）具有活性，是一种反转录酶。在这些细胞的 DNA 复制以后，端粒酶补在染色体末端短缺的部分上，这样端粒酶既有模板作用、引物作用，还有酶的作用。具体过程如图 4-69 所示，端粒酶用自身的 RNA 作为模板，反转录成 DNA 片段，使 DNA 链不断加长；然后在 DNA 聚合酶的作用下将 DNA 双链中未合成的缺口填补。在其他正常细胞的端粒酶是没有活性的。

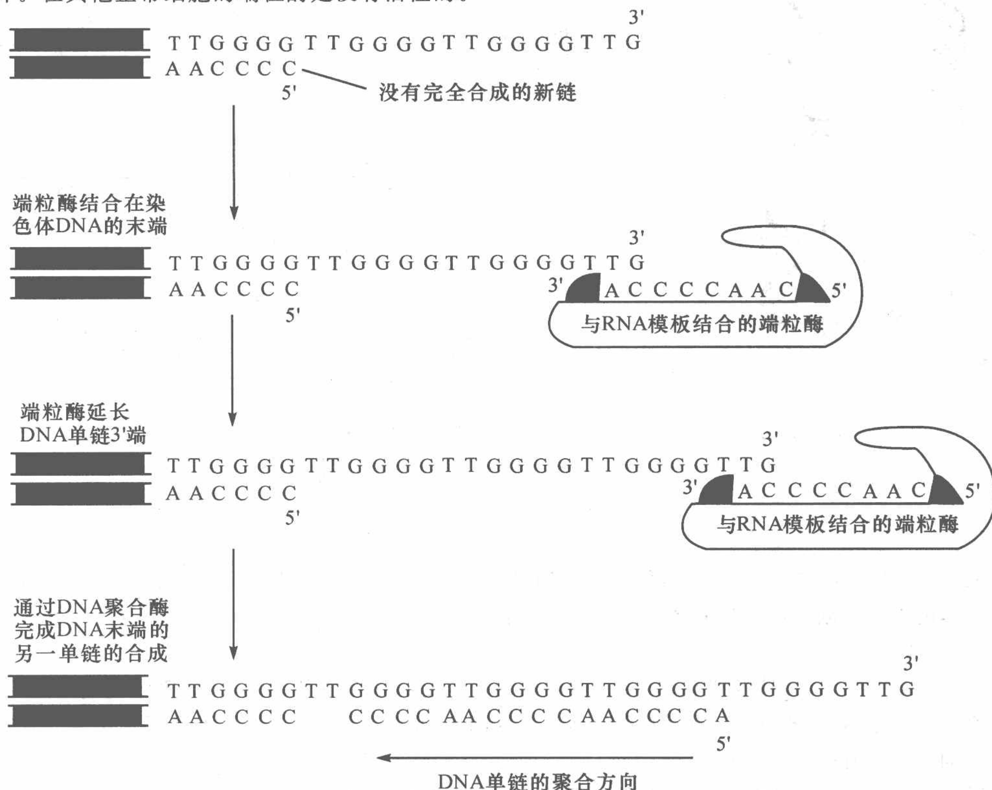


图 4-69　端粒酶介导的端粒合成（引自 Alberts，1994）

(五)DNA复制“校对”和损伤修复

1. DNA复制的“校对” DNA可以发生突变,突变是生物进化的必需条件。但是,DNA也必须有相当的稳定性,否则物种就不能保持稳定了。自然界各物种的突变率是很低的。根据多方面的研究估计,在细胞的每一个世代中,每10^9个碱基对中只有一个碱基对发生突变。突变率如此之低,说明DNA的复制是高度准确的。正如排印一本书时,发现了错字,经过校对就可改正过来一样,DNA在复制过程中也同时在进行着“校对”:在原核生物,DNA聚合酶在沿DNA模板行进时,一旦新DNA链配上的核苷酸是错的,DNA聚合酶就不再前进,而是回过来把错的核苷酸换上正确的核苷酸。此外,DNA是经常处在各种酶的监护之下的,如果发生损伤或错误配对,修复酶就可及时修补损伤,或及时把错的核苷酸移走,使正确的核苷酸配上去。

2. DNA的损伤修复

(1)光复活 光复活又称光修复。在可见光(波长310～440nm)照射下,光复活酶发生作用。在暗处,光复合酶能识别出因紫外线照射而形成的如TT二聚体并与二聚体相结合,形成酶和DNA复合物,但不能解开二聚体;由光提供能量,才使二聚体解开成为单体,然后酶从复合物中释放出来,完成修复过程(图4-70)。光修复已在细菌、真菌(酵母等)、原生生物、蛙和鸟、哺乳动物的有袋类以及人类等哺乳动物的淋巴细胞和成纤维细胞中有发现。这种修复虽然普遍,但主要是低等生物DNA损伤修复的方式。

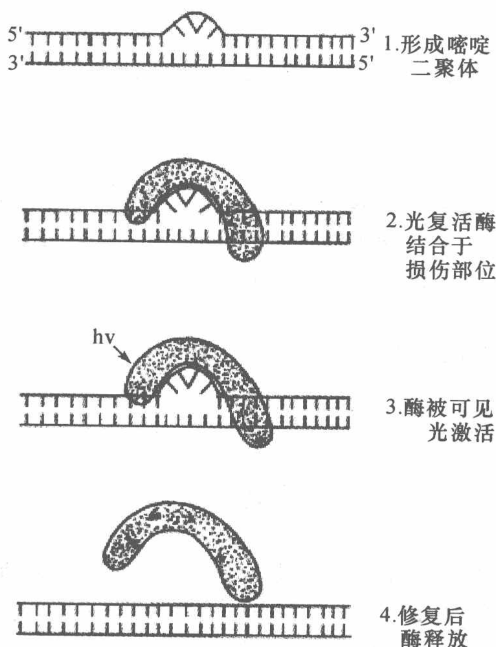
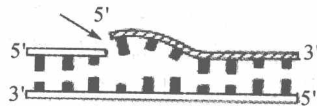


图4-70 紫外线损伤的光复活

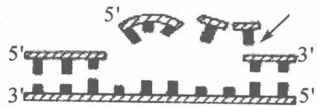
1.嘧啶二聚体损伤



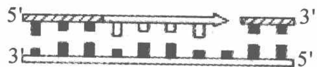
2.内切酶切断DNA链



3.外切酶切除附近损伤部位



4.DNA聚合酶Ⅰ连上互补的脱氧核苷酸



5.连接酶连接切口

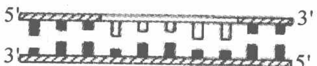


图4-71 DNA损伤的切除修复(暗修复)

(2)切除修复 切除修复又称切补修复。切补修复是在一系列复杂酶的作用下,促进DNA损伤修补。切补修复不限于二聚体,可以修复由化合物等引起的其他类型的损伤。从切除对象来看可分为碱基切除修复与核苷酸切除修复两大类。核苷酸切除修复主要包括:核酸内切酶识别DNA损伤部位,并在5′端作一切口,再在外切酶的作用下从5′端到3′方向切除损伤部位,此后在DNA聚合酶Ⅰ的作用下以损伤处相对应的互补链为模板合成新的DNA单链片段,填补切除后空下的空隙;最后在DNA连接酶的作用下将新合成的单链片段与原有的单链以3′,5′-磷酸二酯键相连接完成修复过程(图4-71)。

碱基切除修复是先由糖基酶识别和去除损伤的碱基,在DNA单链上形成无嘌呤或无嘧啶的空位。这种空缺的碱基位置可通过两个途径来填补,一是在插入酶的作用下以正确的碱基插入到空缺的位置上;二是在核酸内切酶的催化作用下,在空位的5′端切开DNA链,从而触发一系列的修复过程。

切除修复功能广泛存在于原核生物和真核生物中,也是人类细胞DNA损伤修复的主要方式之一。

(3)重组修复 重组修复又称旁路修复,是通过细胞间期 DNA 合成期来修复损伤。重组修复主要步骤:

①复制 如图 4-72,含有 TT 或其他结构损伤的 DNA 仍然可以正常地进行复制,但当复制到损伤部位时,子代 DNA 链中与损伤部位相对应的位置出现切口,新合成的子链比未损伤的 DNA 链要短。

②重组 完整的母链与有缺口的子链重组,缺口由完整母链来的核苷酸片段弥补。

③再合成 重组后,母链中的缺口通过 DNA 聚合酶 I 或 ε 的作用,合成核酸片段,然后由 DNA 连接酶使新片段与旧链连接,至此重组修复完成。

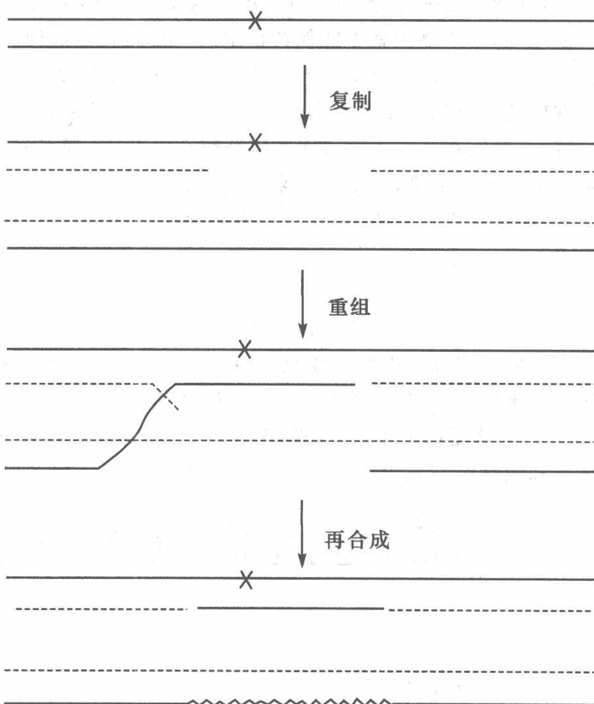


图 4-72 重组修复
×表示 DNA 链受损伤的部位
虚线表示通过复制新合成的 DNA 链
锯齿线表示重组后缺口处再合成的 DNA 链

重组修复并没有从亲代 DNA 中除去二聚体。当第二次复制时,留在母链中的二聚体仍使复制不能正常进行,复制经过损伤部位时所产生的切口,仍旧要用同样的重组过程来弥补,随着 DNA 复制的继续,若干代以后,虽然二聚体始终没有除去,但损伤的 DNA 链逐渐"稀释",最后无损于正常生理功能,损伤也就得到了修复。

重组修复和切除修复的共同处:都需要核酸内切酶的存在,用于切断 DNA 双链中的一条链;都需要核酸外切酶的参与,把 DNA 的片段切除;都需要 DNA 聚合酶 I 或 ε 的催化,合成单链 DNA 片段,弥补 DNA 链上的缺口;都需要 DNA 连接酶的作用,把新链和旧链以共价键连接起来。由于 DNA 的重组和修复关系密切,故 DNA 分子的损伤有可能通过 DNA 分子间的重组来修复,即重组修复。

(六)PCR 扩增

PCR 是聚合酶链反应(polymerase chain reaction)的英文缩写,目的是将极微量的 DNA 大量扩增,甚至可扩增到十几亿倍。该反应是以 DNA 变性、复性原理设计的。反应系统中包括含目的基因的微量样品,耐热的 DNA 聚合酶(Taq DNA 聚合酶),4 种 dNTP(三磷酸脱氧核苷)、两种过量的特异的引物以及缓冲液。Taq DNA 聚合酶来自于水生栖热菌(Taq)、嗜热栖热菌和里氏热球菌等,95℃时的半寿期就有 40min,70～80℃左右活性最大,在 PCR 反应时该酶需要合适浓度的 Mg^{2+} 激活。引物一般是长度为 20～30bp 的一段单链 DNA 序列,可人工合成,其碱基序列决定了新合成 DNA 链的起点。反应分三步,2～3 分钟即可完成一个周期。

1. 高温变性 将目的基因和引物及其反应体系在 94℃高温加热 1min,使双链 DNA 解链为单链。

2. 低温退火 立即降温至 55℃1min,使引物与目的基因的特定序列杂交,并使 Taq DNA 聚合酶结合到引物的 3′端。

3. 适温延伸 升温至 72℃温度 1min,Taq DNA 聚合酶进行酶促聚合反应,以引物为起点,沿目的基因模板序列的 3′至 5′方向逐渐延伸新链。

新合成的引物延伸链又可以作为下一步反应的模板,如此反复循环,按 2^n 指数扩增,短时间内可获得大量的 DNA 目的基因。这项技术的关键就在于找到抗高温性的 DNA 聚合酶。

(七)以 RNA 为模板反转录成 DNA

1970 年 Temin 和 Baltimore 同时分别从致癌 RNA 病毒中发现 RNA 指导的 DNA 聚合酶,即反转录酶,这类酶后来也发现于艾滋病病毒中。含有逆转录酶的病毒称为反转录病毒。反转录酶以 4 种 5-三磷酸

脱氧核苷为底物，能生成与病毒RNA（模板）碱基序列互补的DNA（称cDNA）。致癌RNA病毒就依靠这种酶形成cDNA，再以cDNA转录的方式产生病毒RNA。这些DNA在寄主细胞中被整合到染色体的DNA中，结果细胞不仅合成自身的蛋白质，还同时合成病毒特异的某些蛋白质，这就造成了细胞的恶性转化。

反转录酶以同一类型病毒RNA为模板时，其活性最大；但它可以多种RNA为模板合成多种互补的DNA分子。在实验室中，人们利用反转录酶与任何一种RNA为模板来合成互补的DNA分子。这种现象在基因工程中很有价值：为了获得某一特定基因，只要利用相关的mRNA反转录就可以了。

四、RNA的生物合成

RNA分子的生物合成，既可以由DNA分子转录，也可以由RNA复制。无论哪种方式合成RNA链，相关的酶都是沿着模板DNA单链片段或RNA单链的3′→5′方向，按照碱基互补配对原则（A—T或A—U，G—C），催化四种5-三磷酸核糖核苷聚合成RNA单链（同时释放出PPi），并按新链的5′→3′方向持续延长。

（一）转录

转录即为DNA指导下的RNA合成。DNA分子所带的遗传信息被传递到RNA分子中去的过程称为转录，如图4-73所示。

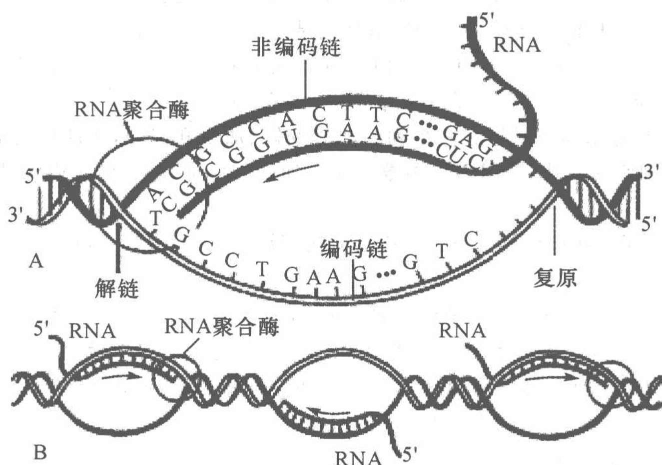


图4-73　DNA转录成RNA

A. RNA聚合酶使DNA双链解开，使转录陆续循DNA3′→5′方向进行，与此同时DNA双链陆续恢复螺旋化　B. 每一基因片段只有一条链转录

细胞的各类RNA，包括信使RNA（mRNA）、核糖体RNA（rRNA）和转运RNA（tRNA），以及具有各种特殊功能的小RNA都是以DNA相应基因为模板，在RNA聚合酶催化下转录合成的。转录既可以以DNA的一个基因为单位，也可以以多个相邻的基因为单位。有的mRNA是以一个基因为单位转录产生的，动植物病毒RNA和真核生物的mRNA的产生都是这样；有的mRNA是以多个相邻的基因为单位转录产生的（图4-74），有些原核细胞就有这种情况。

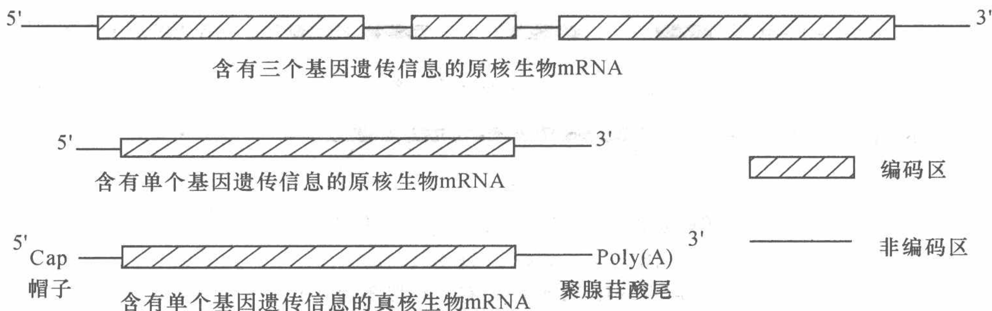


图4-74　mRNA结构示意图

1. RNA聚合酶和启动子结合　RNA聚合酶在原核生物及真核生物中是不一样的。在原核生物，如大肠杆菌，RNA聚合酶是一个复杂的酶的聚合体，它能以各种DNA为模板，催化各种RNA的合成。真核生物的聚合酶则分为3种：RNA聚合酶Ⅰ位于核仁上，催化rRNA前身的合成；Ⅱ、Ⅲ类酶位于核液中，其中RNA聚合酶Ⅱ催化mRNA的前身的合成，RNA聚合酶Ⅲ催化tRNA和另一些小的rRNA前身的合成。

在DNA分子的不同基因上的转录是有选择性的。转录的起始由DNA的启动子控制，控制终止的部位则称为终止子。

基因启动子是DNA链上的一段特定的核苷酸序列，转录起点即位于其中。在真核细胞中，RNA聚合酶本身不能直接与启动子结合，只有在另一种称为转录因子的蛋白质与启动子结合之后，RNA聚合酶才能“认识”并结合到启动子上去，才表现出活性，使DNA分子的双链解开并从起点开始转录。RNA聚合酶有双重功能，①逐步解开DNA双螺旋链；②以DNA的一条3′→5′方向解开的单链为模板，催化三磷酸核苷缩合成RNA单链。

2. RNA前身的合成　RNA聚合酶解开DNA双螺旋链的同时，在RNA聚合酶沿DNA双螺旋链移动的方向上，以DNA双螺旋的其中一条3′→5′方向解开的单链（称模板链、负链、非编码链、反义链）为模板，催化RNA单链的合成并按5′→3′方向持续延长。当RNA聚合酶移行到DNA上的终点序列（真核细胞是AATAAA）时，RNA聚合酶就停止工作，RNA单链合成终止，不再延长。RNA单链在合成过程中陆续脱离DNA模板（同时DNA模板链与编码链又恢复双螺旋结构），最后就游离于细胞核液中，成为RNA前身。

必须注意的是，一个DNA分子的不同转录片段，其有义链和无义链可以是不同的，这取决于RNA聚合酶与启动子的结合部位和RNA聚合酶在DNA分子上的移动方向。

3. 加工　各种RNA前体都需要经过一系列的剪接变短、加工和修饰，才能成为成熟的有生物学功能的RNA分子。但原核细胞转录成的mRNA多数不需要加工和修饰，它在转录尚未结束前，游离的那一端就开始陆续翻译了。

rRNA前体和tRNA前体的分子都比较大，通过剪接变短、加工和修饰，能成为一个或几个较小的成熟RNA分子。

真核细胞mRNA的前体（hnRNA）也是一个大分子，先在5′端连上一个甲基化的鸟苷酸（G）（这一过程称为戴帽），再在3′端连上150～200个腺苷酸（即polyA，称加尾。不需要模板），最后切去不编码氨基酸的部分（内含子转录的），把编码氨基酸的部分（外显子转录的）拼接起来，成了mRNA（图4-75），才能穿过核孔进入细胞质。细胞核中hnRNA的寿命很短，转变为mRNA的只有5%左右，其余95%都在核内分解了。

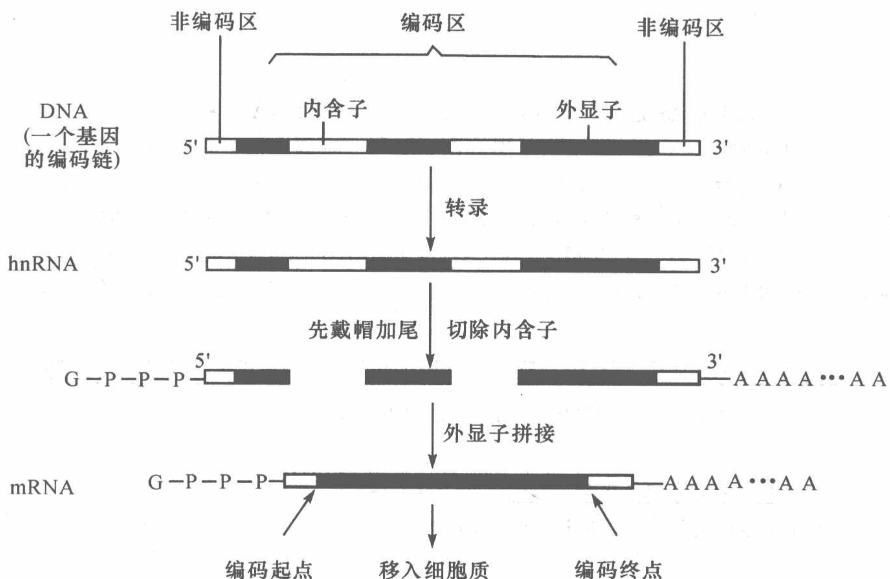


图4-75　mRNA的转录和加工
（注意mRNA两端各有一小段不表达）

（二）RNA 复制（RNA 指导下的 RNA 合成）

RNA 复制需要 RNA 复制酶的催化。RNA 复制酶的专一性很高，不同 RNA 复制酶所选择的 RNA 模板是不一样的，这一特点与 RNA 聚合酶、DNA 聚合酶不同。RNA 复制酶能以专一的 RNA 链为模板合成新的 RNA 链。

RNA 病毒在繁殖上有两种类型：一类是以病毒 RNA 直接作为复制模板；另一种类是 RNA 反转录病毒，如艾滋病病毒是以病毒 RNA 为模板逆转录成 cDNA，再由这个 DNA 转录出病毒 RNA。

第十一节　蛋白质代谢

生物体内蛋白质代谢的过程非常复杂，大致可归纳为蛋白质的分解代谢和蛋白质的生物合成两大方面。

一、蛋白质的分解代谢

（一）蛋白质的降解作用

外源蛋白质，即食物中蛋白质进入动物消化道中的降解，是在消化液中的各种蛋白酶和肽酶的催化下，无选择性地被彻底消化成氨基酸的水解过程。

内源蛋白质，即细胞内的蛋白质的降解，是在溶酶体内有关组织蛋白酶的催化下，有选择性地被降解成分子较小的物质（如氨基酸），以适应细胞生理活动需要的过程。细胞中蛋白质的选择性降解不仅受被降解的蛋白质本身结构异常变化的影响，还受细胞内、外环境变化的影响，如激素水平、营养供应水平、细胞发育阶段等。

可见，组织蛋白酶与消化液中蛋白酶的作用特点是不同的。

（二）氨基酸的分解代谢

构成蛋白质的氨基酸是高等动物中许多重要生物分子的前体，例如：激素、嘌呤、嘧啶、卟啉，和某些维生素等。当机体摄入的氨基酸量超过体内更新蛋白质的需要量时，过量的氨基酸也可以作为能源使用。

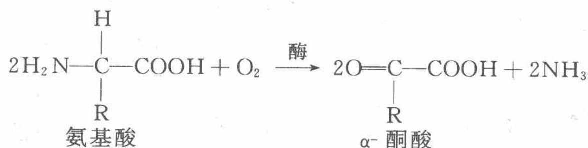
脊椎动物不只氧化从外界摄入体内的氨基酸（外源氨基酸），也能氧化机体内原有的氨基酸（内源氨基酸）。人在未进食蛋白质时，每天也要分解氧化 30 克以上的内源蛋白质。食肉类动物所需能量的 90% 来自氨基酸的氧化。光合植物很少利用氨基酸氧化供能，却能按合成蛋白质、核酸和其他含氮化合物的需要及时合成氨基酸。多数细菌体内氨基酸的氧化降解不占主要位置，而以氨基酸的合成为主；也有些细菌以氨基酸作为唯一的碳源，以降解氨基酸为主。

氨基酸的分解代谢包括脱 N 和脱 C 两个方面的代谢。脱 N 包括脱氨基、脱酰胺基及含 N 废物的形成与排出，脱 C 包括脱羧基和碳架的氧化。

1. 氨基酸的脱氨基作用　氨基酸失去氨基的作用称为脱氨基作用，是机体氨基酸分解代谢的第一步。氨基酸的脱氨基作用有直接脱氨基和联合脱氨基两种途径。

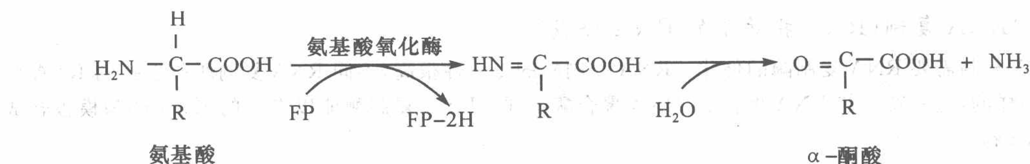
（1）直接脱氨基　直接脱氨基有氧化脱氨基作用和非氧化脱氨基作用。前者普遍存在于动、植物体中，动物的脱氨基作用主要在肝脏中进行；后者见于微生物中，但并不普遍。

①氧化脱氨基作用　一般过程可用下列反应表示：

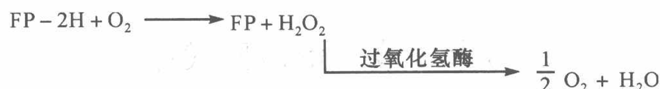


催化上述氧化脱氨基作用的酶有多种，且有很高的专一性。如谷氨酸脱氢酶只对谷氨酸的氧化脱氨基起催化作用，由于该酶活性最高，所以谷氨酸氧化脱氨基也是生物界最普遍的一个氧化脱氨基途径。

上式反应实际上包括脱氢和水解两步化学反应；前者是酶促反应，后者是自发的水解反应：



其中 FP—2H(指 NADPH、NADH、$FADH_2$ 等还原性辅酶)的 H 与 O_2 结合产生水有几种途径,下列是重要的途径之一:



②氨基酸的非氧化脱氨基作用 这类脱氨基方式主要在某些微生物体内进行,在动物体内很少发生。具体途径主要有图 4-76 所示。

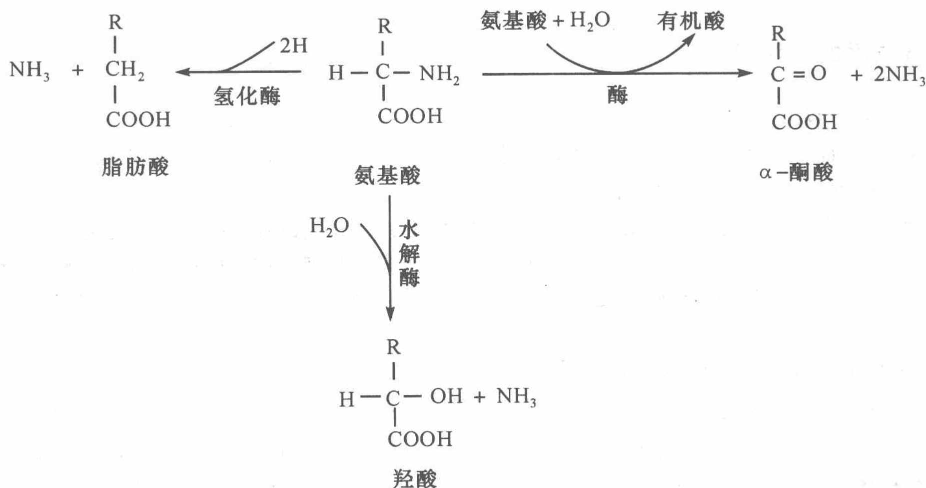


图 4-76 氨基酸的非氧化脱氨基作用的主要途径

(2)联合脱氨基作用 机体单靠氧化基脱氨作用不能满足机体脱氨基的需要。因为只有 L-谷氨酸脱氢酶活力最高,其余的 L-氨基酸氧化酶活力都较低。曾经认为,体内的氨基酸主要是靠转氨与氧化脱氨基的联合作用,也就是以谷氨酸脱氢酶为中心的联合脱氨基作用的方式(图 4-76)。

近年来提出了联合脱氨基的另一种形式——从氨基酸开始通过嘌呤核苷酸循环的联合脱氨基过程,且被认为是骨骼肌、心肌、肝脏和脑细胞氨基酸脱氨基的主要途径(图 4-77)。

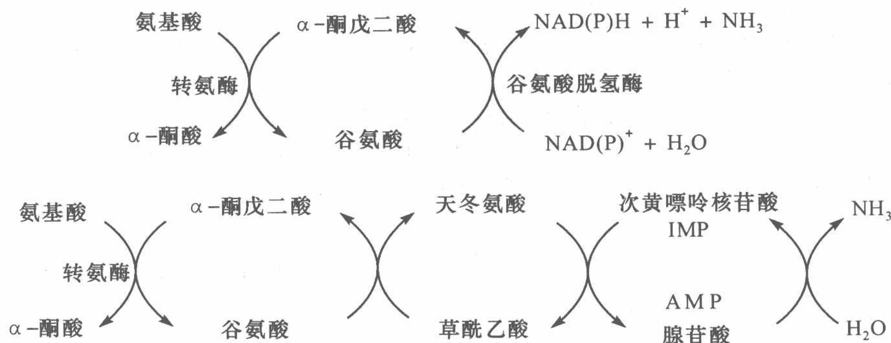
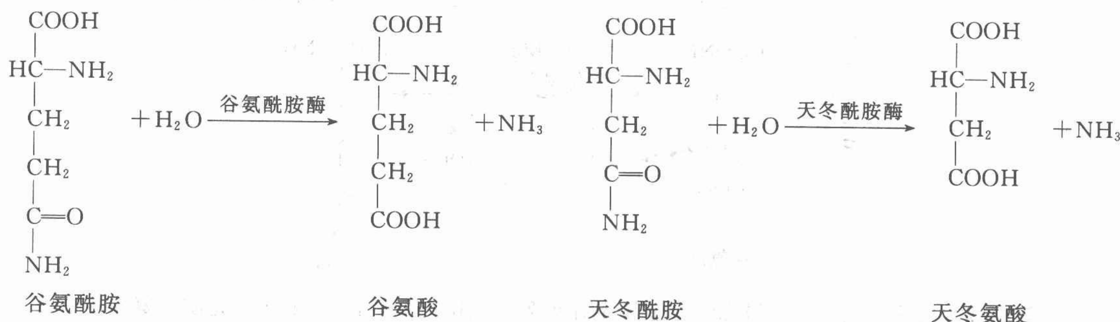


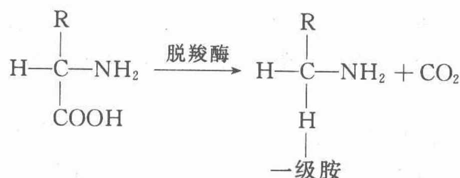
图 4-77 以谷氨酸脱氢酶为中心的联合脱氨基过程(上);
从氨基酸开始通过嘌呤核苷酸循环的联合脱氨基过程(下)

上述联合脱氨基作用的有关酶主要存在于人和哺乳动物的肝脏细胞中。所以人和哺乳动物体内的氨基酸脱氨基作用主要是发生在肝脏细胞中,同时也是人和哺乳动物体的主要脱氨方式。

2.氨基酸的脱酰胺基作用



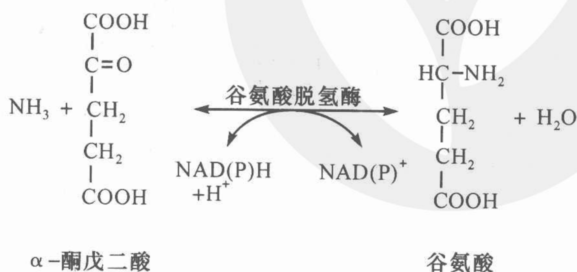
3.氨基酸的脱羧基作用　脱羧基作用是氨基酸在各生物组织中正常变化的一种方式。氨基酸脱羧形成一级胺类，此反应可表示如下：



不同氨基酸的脱羧酶不同，具有高度的专一性。该反应在微生物中很普遍，但在高等动植物细胞中并不是氨基酸代谢的主要方式。一级胺类中有一些是组成某些维生素或激素的成分，有一些具有特殊的生理作用，也有的通过尿液排出体外，但不进入三羧酸循环。

4.氨基酸分解产物的代谢　根据上述分析，动植物细胞中氨基酸分解的产物主要有 NH_3 和 α-酮酸。

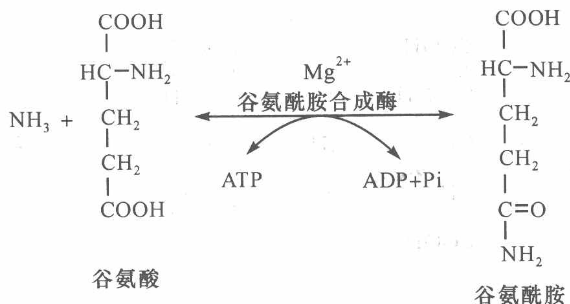
(1)NH_3 的去向　氨是有毒物质，在兔子体内，当血液中氨的含量达到 5mg/100mL 时，兔即死去。NH_3 对于排尿素的脊椎动物，尤其是对中枢神经系统是非常有毒的。氨中毒的机理一般认为，线粒体中，在谷氨酸脱氢酶的作用下，氨与 α-酮戊二酸作用生成谷氨酸(谷氨酸脱氢酶对谷氨酸的合成所起的催化作用强于对谷氨酸脱氨所起的催化作用)：



反应的平衡点远在反应的右侧，游离氨有效地除去了线粒体中三羧酸循环中的 α-酮戊二酸，使大脑细胞线粒体中的 α-酮戊二酸大量减少，导致三羧循环无法正常进行，ATP 供给量大减，从而可引起死亡。在肝脏中也由于上述反应而使乙酰－CoA 无法进入三羧酸循环而形成过量的酮体。因此，生物体内的氨必须转变成其他物质或直接排出体外。

①NH_3 直接用于合成氨基酸和酰胺　高等动植物都有保留并再利用体内氨的能力，催化重新利用氨的酶主要是谷氨酸脱氢酶和谷氨酰胺合成酶，结果 NH_3 暂时贮存于谷氨酸和谷氨酰胺中，具体见后面的“氨基酸的生物合成”。但这种反应在动物体内不能将体内产生的氨全部重新利用，总有一部分氨不能被利用而以氨、尿素或尿酸的形式排出体外。

②NH_3 的直接排泄　在排氨动物中，机体内氨基酸分解代谢最终形成的氨是以谷氨酰胺的酰基形式转运的：



谷氨酰胺合成酶在氨基酸中间代谢中起着特别重要的作用。因为谷氨酰胺不只是游离氨的转运形式，而且在许多生物合成反应中起着氨基供体的作用。如大多数脊椎动物在肾小管中形成尿素所需游离氨来源于谷氨酰胺。在排氨动物中排出的游离氨就是由谷氨酰胺水解直接提供的；就是人，体内细胞也有一小部分 NH_3 是由谷氨酰胺经血液送至肾脏，在肾小管细胞中被谷氨酰胺酶水解释放出 NH_3 直接进入尿液。

由于 NH_3 极易溶于水，体内浓度又不能太高，因而以 NH_3 排泄必须同时排出大量的水。所以排氨动物都是水生的。

③NH_3 合成尿素排出　尿素无毒，极易溶于水，排尿素的同时也必须以排出一定量的水为代价，因此这种类型的动物也必须比较容易获得水。排泄尿素的动物合成尿素主要是在肝脏细胞中进行的，大致过程见图 4-78。

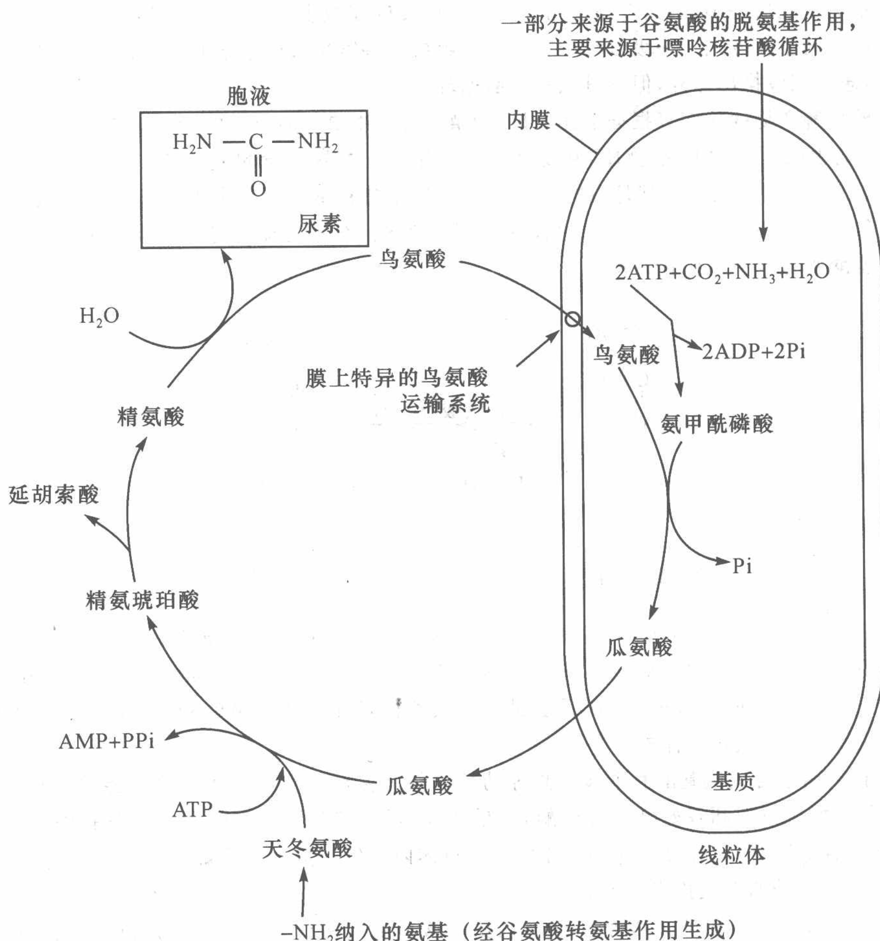


图 4-78　细胞液和线粒体中尿素循环的基本步骤

尿素循环的结果是：$2NH_3 + CO_2 \longrightarrow CO(NH_2)_2 + H_2O$

④NH_3 形成尿酸排出　排尿酸动物（陆生爬行类和鸟类）以尿酸作为 α-氨基酸氨基排泄的主要形式。

尿酸也是灵长类、鸟类和陆生爬行类嘌呤代谢的最终产物之一。尿酸不溶于水，排尿酸时可以不排水，因此这类动物的保水能力很强。

尿素、氨和尿酸不是氨基氮排泄仅有的形式，如蜘蛛以鸟嘌呤、许多鱼类以氧化三甲胺作为氨基氮的排泄形式。

(2)氨基酸碳架的去向　脊椎动物体内的 20 种 α-氨基酸由 20 种不同的多酶系统进行代谢。可以把氨基酸碳架的去路分成两大类型，一类是形成乙酰－CoA 或经丙酮酸形成乙酰－CoA，还有一类是形成三羧酸循环内的中间产物。因而，氨基酸的碳架有的通过三羧酸循环进行氧化分解起供能作用；也有的成了细胞其他重要有机物的前体，譬如成了新的氨基酸的组成部分，或形成糖类或脂类物质等，如图 4-58(糖的异生途径)所示。

值得注意的是，氨基酸的分解途径并不是其合成途径的逆转，虽然在分解和合成途径之间也有共同的步骤。大多数生物的氨基酸分解代谢方式非常相似，一种氨基酸的分解代谢还可以有不同的路线；但氨基酸的生物合成途径则有很多的不同，如人体就有 8 种必需氨基酸不能合成。脊椎动物氨基酸的分解代谢主要是在肝脏细胞中进行，在肾中也比较活跃，肌细胞中很少。在细胞内不是所有的氨基酸的碳原子都进入三羧酸循环，有些氨基酸经脱羧基作用形成胺类而失去进入三羧酸循环的门路。

(3)一碳单位代谢　有些氨基酸在体内进行分解代谢的过程中可以分解产生含 1 个碳原子的基团，称一碳单位。一碳单位不能游离存在，常与其载体四氢叶酸(FH_4)结合而被携带和转运。图 4-79 是一碳单位的来源和去向。

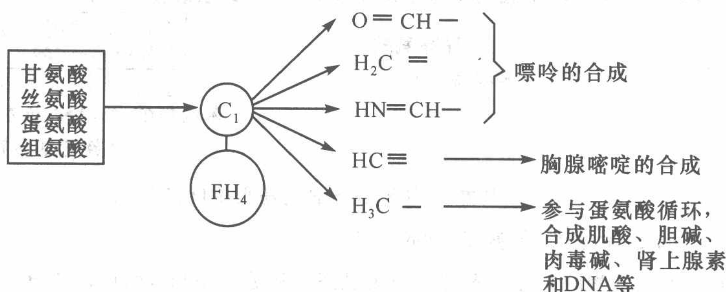


图 4-79　一碳单位的来源与去向

可见，一碳单位与机体内其他代谢有广泛联系，是体内各种化合物甲基化的甲基来源。

综上所述，动物体内氨基酸的分解和转化可概括如图 4-80。

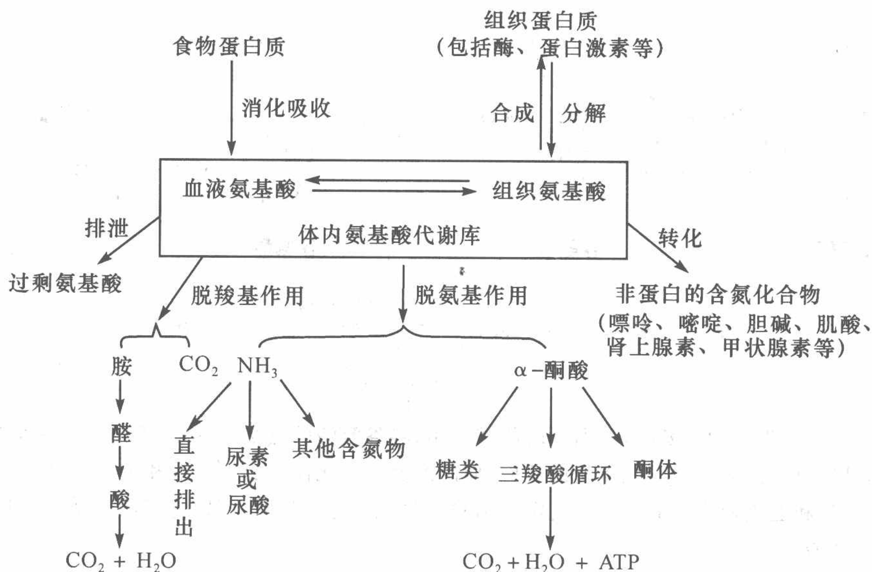


图 4-80　动物体内氨基酸的分解和转化图解

二、氨基酸的来源

合成蛋白质的氨基酸来源有三:①细胞中原有蛋白质水解产生的氨基酸。②细胞吸收而来的外源氨基酸。③细胞生物合成的氨基酸。以下介绍细胞生物合成氨基酸的途径。

(一)氨基酸分子的碳架来源

细胞生物合成氨基酸的碳架可以由糖代谢和脂肪代谢的某些中间产物来提供(图 4-81)。尤其是糖酵解和三羧酸循环过程中的某些中间产物本身就是相应氨基酸的碳架,如 3-磷酸甘油酸、磷酸烯醇式丙酮酸、丙酮酸、草酰乙酸和 α-酮戊二酸,其中后三者分别是丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸的碳架;或者可以通过相应途径为氨基酸提供碳架,如 3-磷酸甘油酸被 NAD^+ 氧化后成为丝氨酸的碳架。

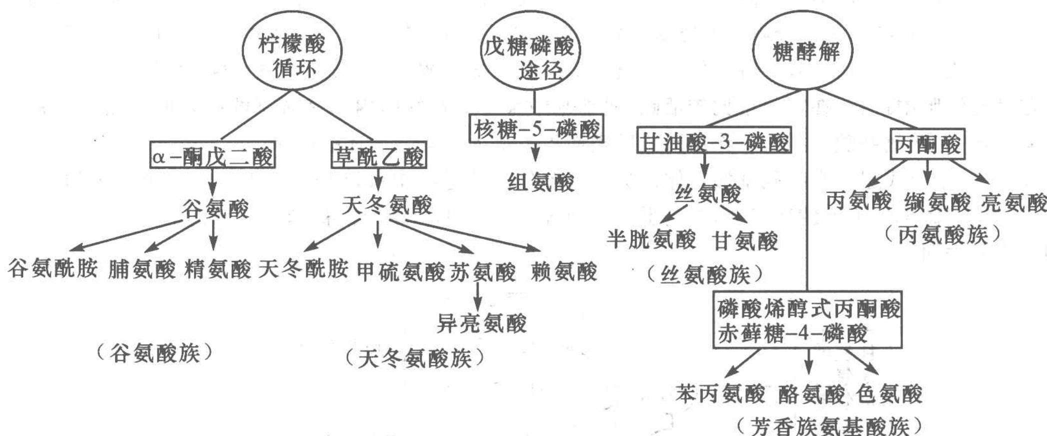
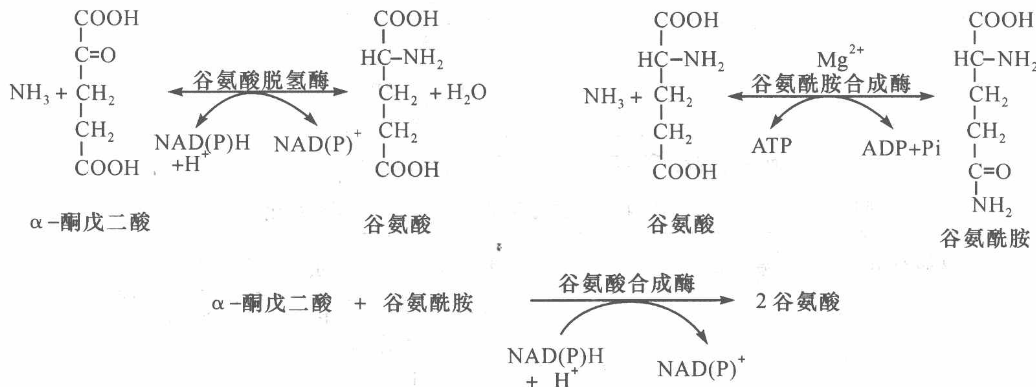


图 4-81 20 种氨基酸生物合成与细胞呼吸中间产物的关系

(二)氨基酸分子的氮素来源和氨基酸的生物合成

1. 利用无机态氮作为氨基酸的氮源 先将各种无机态氮还原成 NH_3,而后由 NH_3 作为氨基酸的直接氮源。

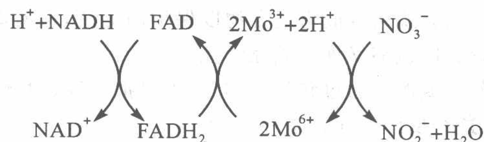
(1)直接利用 NH_3 作为氮源 直接利用 NH_3 作为氮源合成谷氨酸和谷氨酰胺,是生物界多种生物直接利用 NH_3 作为氨基酸氮源的主要途径。细胞中氨过多时还会以谷氨酰胺的形式贮存起来。其反应如下:



上述两个途径所生成的谷氨酸,可通过转氨基作用,将谷氨酸的氨基转移,进而形成多种氨基酸。在某些植物体中,可通过类似于谷氨酸脱氢酶的反应,使游离氨氨基化而形成丙氨酸和天冬氨酸。

(2)利用硝酸和亚硝酸作为氮源 在高等植物和某些微生物细胞中,可以将硝酸和亚硝酸还原成 NH_3 再用于合成氨基酸。

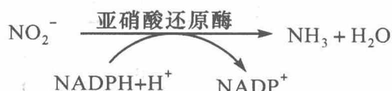
①硝酸还原成亚硝酸:



其中 FAD 和 Mo^{6+} 是硝酸还原酶的重要成分，存在于细胞质基质中。因此，上述过程可归纳为：



②亚硝酸还原成 NH_3：



在植物叶片中，亚硝酸还原酶存在于叶绿体中，它的辅基是一种铁卟啉，它的直接电子供体是铁氧还蛋白。

(3)利用 N_2 作为氮源　利用 N_2 作为氮源也就是生物固氮作用。固氮作用是指固氮微生物依靠其固氮酶系催化 N_2 还原形成氨的作用过程。具有生物固氮能力的目前只发现是一些原核微生物。它们将 N_2 还原成 NH_3 再用于合成氨基酸。

固氮微生物可分为三类：①自生固氮菌，能独立生活并固氮，主要有好氧细菌（以固氮菌属 *Azotobacter* 为主）、厌氧细菌（以梭菌属 *Clostridium* 为主）和蓝藻 3 类。②共生固氮菌，必须与其他生物共生才能固氮，如与豆科植物共生的根瘤菌，与非豆科植物共生的放线菌，以及与满江红（又称红萍，属水生蕨类）共生的鱼腥藻（属于蓝藻），以根瘤菌为最重要。③联合固氮菌，需要生活在植物根际、叶面或动物肠道等处才能固氮。

固氮机制：

①固氮需要的还原剂是 NAD(P)H ＋ H^+ 或铁氧还蛋白（Fd·2H），需要的能量由 ATP 供给，需要的酶是双组分固氮酶复合体。

②固氮需要的环境是严格厌氧，固氮酶遇氧气失活。

③固氮的总反应式和生化途径，图 4-82：



$$N_2 + 6H^+ + 6e^- + (18-24)ATP \longrightarrow 2NH_3 + (18-24)ADP + (18-24)Pi$$

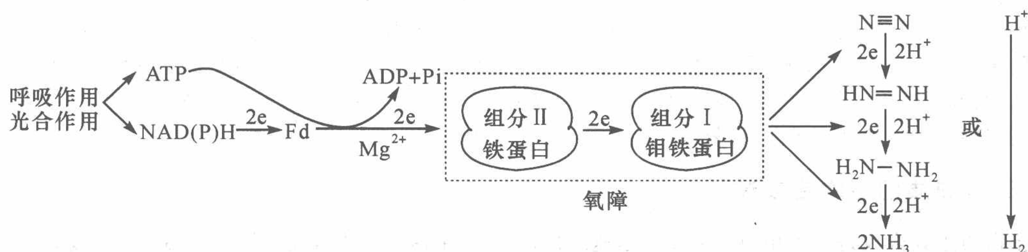


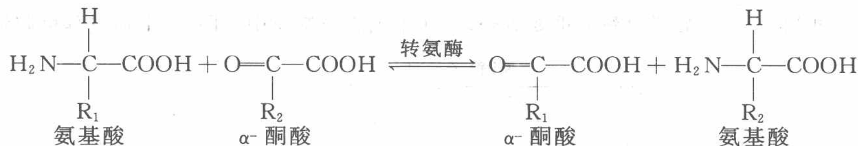
图 4-82　固氮酶催化反应

固氮细胞中有一种叫固氮酶，它具有还原氮气分子为氨的功能。固氮酶是一种由铁蛋白和钼铁蛋白共同组成的酶复合物。每分子铁蛋白中含有 4 个 Fe 原子和 4 个 S^{2-} 构成一个 Fe_4-S_4 簇，通过铁参与氧化还原反应。铁蛋白分子能结合 2 个 Mg·ATP，这对电子从还原型铁蛋白传递到钼铁蛋白是必要的。钼铁蛋白含有铁钼辅助因子（Fe－MoCo），含有 Mo、Fe、S^{2-}，很可能是固氮酶的活性催化部位。固氮酶还能将 H^+ 还原为 H_2，实验证明，红萍能在比较长的时间内稳定地放氢。

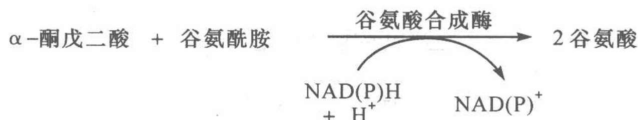
好氧固氮微生物有其特殊的机制防止氧气伤害其固氮酶，其主要机制有：①蓝细菌通过异形胞的厚壁使其细胞内缺氧；同时异形胞中只有光系统Ⅰ，光反应不产氧。②根瘤菌以类菌体形式存在于豆科植物的根瘤中，类菌体表面有一层内外都有豆血红蛋白（可结合或释放氧气）的膜，可调节菌体内保持低氧。③有的固氮菌通过较强的呼吸作用，迅速耗尽环境中的氧气而暂时缺氧。④有的好氧固氮菌胞内有一种称为

shethna 蛋白，当氧分压高时它与固氮酶结合成为复合物以保护固氮酶，但暂时没有固氮活性；当氧分压降低时，该蛋白从复合物中解离出来，固氮酶又恢复固氮活性。

2. 利用现有氨基酸和酰胺作为氮源　通过转氨基作用，可以把一种氨基酸分子中的氨基转移到其他 α-酮酸上，以形成另一种氨基酸。这个反应的通式是：



也可能将酰氨基转移到 α-酮酸上形成氨基酸，如：



各种转氨酶分布在细胞的细胞质基质、叶绿体和线粒体中，具有很高的专一性，如谷丙转氨酶只能在谷氨酸和丙氨酸之间起转氨基作用。有许多种氨基酸均可作为氨基的供体，其中最主要的是谷氨酸和谷氨酰胺。而在高等植物中，起转移和贮存氨基作用的是谷氨酰胺和天冬酰胺。

有些氨基酸，如丙氨酸、天冬氨酸可通过转氨基作用直接产生；有些氨基酸如丝氨酸需通过转氨基作用而后再经相应的化学反应才形成，或直接由其他氨基酸分子作原料经过相应化学反应而生成。

（三）必需氨基酸和非必需氨基酸

必需氨基酸就是某生物细胞自身无法合成但又是细胞进行蛋白质生物合成等代谢所必需的氨基酸。非必需氨基酸就是某生物细胞自身能合成的氨基酸。高等植物不存在必需氨基酸；不同种类的脊椎动物有着不同种类的必需氨基酸，如人体的必需氨基酸有 8 种，即赖氨酸、色氨酸、苯丙氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、苏氨酸、甲硫氨酸和缬氨酸。大肠杆菌能合成全部的氨基酸，但其他一些微生物有必需氨基酸。

食物蛋白质营养价值的高低，取决于其所含的必需氨基酸的种类、含量及其比例是否与人体所需的相近似，愈相近似的则营养价值越高。把几种营养价值较低的、各含有不同必需氨基酸的蛋白质，经混合后达到营养价值提高的作用，称为蛋白质的互补作用。

高等动物和某些微生物之所以在体内不能合成必需氨基酸，就是因为这些生物细胞中不存在有关的酶，使代谢过程中不存在必需氨基酸的相应碳架分子。

由此可见，不同机体利用氮源合成氨基酸的能力大不相同。高等植物随着机体的不断增长而不断需要氨基酸，因此合成过程胜于分解过程。脊椎动物不能合成全部氨基酸，高等动物能利用 NH_4^+ 作为合成氨基酸的氮源，但不能利用亚硝酸、硝酸和大气氮。高等植物能合成自己所需要的全部氨基酸，而且能利用氨、亚硝酸和硝酸作为氮源。微生物合成氨基酸的能力差异很大，大肠杆菌能合成全部氨基酸，许多细菌和真菌还能够利用硝酸和亚硝酸，固氮菌能利用大气 N_2 作为氮源合成氨及氨基酸。

三、蛋白质的生物合成过程

蛋白质生物合成是一个相当复杂而又迅速的过程，参与蛋白质生物合成的体系也必然十分复杂。合成体系不仅包括合成原料 20 种 α-氨基酸、一系列的酶及蛋白质因子、供能物质、无机离子等，还需要三类 RNA 在合成中起重要作用，尤其是合成具有怎样的氨基酸排列顺序的蛋白质，最终是由 DNA 分子上的相应基因所决定的。总之，参与多肽合成的因子很多，约有 300 多种不同的大分子。一个典型的细菌细胞干重的 35％物质参与蛋白质的合成过程。大肠杆菌在 37℃条件下合成 100 个氨基酸残基组成的蛋白质只需要 5s。

（一）遗传密码

4 种碱基的 mRNA 怎能控制 20 种氨基酸合成特定的蛋白质？实验证明 mRNA 上每 3 个相邻的核苷酸翻译成蛋白质链上的一个氨基酸，把这 3 个相邻核苷酸的碱基组成的一个单位称作遗传密码，也叫三联体密码。

1. 遗传密码的提出　1954 年，生理学家 George Gamow 研究组成蛋白质的 20 种氨基酸和 mRNA 4 种核苷酸之间的关系，认为相邻的 3 个核苷酸为一个氨基酸编码，可有 $4^3=64$ 种组合，满足 20 种氨基酸的编

码还有剩余，于是就把 3 个相邻的核苷酸(或说 3 个碱基)组合在一起的方式称为三联体密码。

2.遗传密码的证实和破译　遗传密码的破译就是确定每种氨基酸的具体密码。三联体密码的想法，1959 年前后被 M. Nirenberg 和 S. Ochoa 等人用实验证实了，并最终于 1964 年左右成功破译了 64 种遗传密码(表 4-8)。

表 4-8　遗传密码表(mRNA)

第一位字母(5')	第二位字母 U	第二位字母 C	第二位字母 A	第二位字母 G	第三位字母(3')
U	UUU、UUC 苯丙氨酸 UUA、UUG 亮氨酸	UCU、UCC、UCA、UCG 丝氨酸	UAU、UAC 酪氨酸 UAA 终止 UAG 终止	UGU、UGC 半胱氨酸 UGA 终止 UGG 色氨酸	U C A G
C	CUU、CUC、CUA、CUG 亮氨酸	CCU、CCC、CCA、CCG 脯氨酸	CAU、CAC 组氨酸 CAA、CAG 谷氨酰胺	CGU、CGC、CGA、CGG 精氨酸	U C A G
A	AUU、AUC、AUA 异亮氨酸 AUG 甲硫氨酸 起始密码	ACU、ACC、ACA、ACG 苏氨酸	AAU、AAC 天冬酰胺 AAA、AAG 赖氨酸	AGU、AGC 丝氨酸 AGA、AGG 精氨酸	U C A G
G	GUU、GUC、GUA、GUG 缬氨酸 GUG 少数原核细胞起始密码	GCU、GCC、GCA、GCG 丙氨酸	GAU、GAC 天冬氨酸 GAA、GAG 谷氨酸	GGU、GGC、GGA、GGG 甘氨酸	U C A G

3.遗传密码的性质

(1)密码的专一性　同一种密码只能决定一种氨基酸。

(2)密码的简并性　64 种密码决定 20 种氨基酸，必然同一种氨基酸有多种密码。甲硫氨酸和色氨酸各只有一种密码，而其他氨基酸均有一种以上的密码。其中有 3 种氨基酸各有 6 种密码。把由一种以上密码编码同一种氨基酸的现象称为简并性，对应于同一氨基酸的密码称为同义密码。此外，AUG 和 GUG 既是甲硫氨酸及缬氨酸的密码又是起始密码。同义密码一般不是随机分布的，其第一、第二位的核苷酸都是相同的，第三位核苷酸的改变并不影响所编码的氨基酸，从而减少了突变对生物的影响。一般说来，编码某一氨基酸的密码越多，该氨基酸在蛋白质中出现的频率也越高。

在蛋白质生物合成过程中，tRNA 的反密码子(碱基阅读顺序按 5'→3'方向)在核糖体内是通过碱基的反向(互补)配对与 mRNA 的密码相互作用。1966 年，Crick 根据立体化学原理提出摆动假说，解释了反密码中某些稀有碱基成分(如次黄嘌呤，I)的配对，以及许多氨基酸有 2 个以上密码问题。摆动学说认为：在密码与反密码配对中，前两对碱基严格遵守碱基配对原则，第三对碱基有一定的自由度，可以“摆动”，因而使某些 tRNA 可以识别 1 种以上的密码；究竟能识别多少种密码，是由反密码的 5'端第一个碱基的性质决定的。第一位碱基为 A 或 C 者，只能识别 1 种密码；第一位碱基为 G 或 U 者可以识别两种密码；第一位碱基为 I 者可识别三种密码(因为 I 与 C、A、U 都能形成氢键)。可归纳为表 4-9。

表 4-9　反密码子与密码子对合的摆动原则

反密码子 5'端碱基	A	C	G	U	I
密码子 3'端碱基	U	G	C 或 U	A 或 G	A、C 或 U

目前已知一级结构的 tRNA 有 200 多种，其反密码 5'端第一位为 C、G、U、I 者都符合摆动假说。对某些个别密码，反密码的第一个碱基可识别 4 种密码，表明 3 对碱基中的第三位是无关紧要的，这就是所谓的“三中配二”原则。

(3)密码的通用性与特殊性　遗传密码不论在体外还是在体内,对绝大多数病毒、原核生物、真菌、植物和动物都是适用的。科学家在比较了大量的核酸和蛋白质序列后发现,密码具有通用性。据现有的生物资料发现,也存在极少数生物的遗传密码具有其特殊的意义,归纳起来可分为两个类型:一个是终止密码子UGA、UAA 和 UAG 改变为编码氨基酸的密码子,这在多种生物的线粒体遗传系统、一些原生动物的核质系统,以及一些原核生物的遗传系统中均有发现;另一类型是改变有义密码子的编码意义,它存在于线粒体的遗传系统中(表 4-10)。

表 4-10　线粒体与核 DNA 密码使用情况比较

生　物	密　码	线粒体 DNA 编码的氨基酸	核 DNA 编码的氨基酸
所 有	UGA	色氨酸	终 止
酵 母	CUA	苏氨酸	亮氨酸
果 蝇	AGA	丝氨酸	精氨酸
哺乳类	AGA/G	终 止	精氨酸
哺乳类	AUA	甲硫氨酸	异亮氨酸

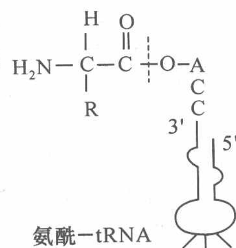
(4)密码无逗号及不重叠性(即连续性)　密码与密码之间没有逗号,即密码与密码间没有任何不起编码作用的核苷酸。翻译从起始密码开始,然后按连续的密码组沿 mRNA 多核苷酸链由 5′至 3′方向进行,直到终止密码处,翻译自然停止。在多核苷酸链上任何两个相邻的密码不共用任何核苷酸。在核苷酸顺序中迄今为止还没有发现过类似的重叠现象。

(5)密码的使用规律　原核生物中大部分以 AUG 为起始密码,少数使用 GUG,真核生物全部使用 AUG 为起始密码,终止密码 UAA、UAG、UGA 全部被使用,有时连续用两个终止密码,以保证肽链合成的终止。

(二)mRNA 翻译产生多肽链

mRNA 的碱基排列顺序控制合成具有一定氨基酸顺序的多肽链的过程,称为翻译或转译。翻译过程可分为 3 个阶段:肽链的起始→肽链的延长→肽链的终止和释放。mRNA 在核糖体上翻译所需要的直接原料不是氨基酸,而是氨酰－tRNA。

1. 氨基酸的活化　氨基酸不能直接用于蛋白质的合成,必须先由具有高度专一性的氨酰 tRNA 合成酶的活化,并形成氨酰－tRNA(即 AA－ tRNA,氨基酰连在 tRNA3′第一个核糖核苷酸即腺苷酸的核糖 3 号 C 的－OH 上)。



氨基酸的活化:



$$氨基酸+ATP \xrightarrow{氨酰\ tRNA\ 合成酶} 氨酰－AMP+PPi$$

氨酰－tRNA 的形成:



$$氨酰－AMP+tRNA \xrightarrow{氨酰\ tRNA\ 合成酶} 氨酰－tRNA+AMP$$

在翻译过程中是由氨酰－tRNA 将氨基酸携带到核糖体上的。

2. 肽链的起始　原核生物和真核生物肽链的起始及延伸基本相似。

现以原核细胞为例,肽链的起始阶段就是 70S 起始复合物的形成过程,具体见图 4-83。AUG 既是甲硫氨酸的密码又是蛋白质合成的起始密码,故它是蛋白质合成的起始氨基酸(肽链形成后最终往往会被切除)。携带甲硫氨酰的 tRNA 称为 $tRNA^{Met}$,携带甲酰甲硫氨酰的 tRNA 称为 $tRNA^{fMet}$。当原核细胞内同时存在甲硫氨酰－$tRNA^{Met}$和甲酰甲硫氨酰－$tRNA^{fMet}$时,只有后者能与 30 小亚基结合,其他 $tRNA^{Met}$中携带的甲硫氨酸只能被掺入正在延伸的肽链中。因为 $tRNA^{fMet}$是特殊的一种 tRNA,故称 $tRNA^{fMet}$为起始 tRNA。细胞内有一种甲酰化酶可以催化甲酰甲硫氨酰－$tRNA^{fMet}$的形成。



$$N^{10}－甲酰四氢叶酸 + Met－tRNA^{Met} \longrightarrow 四氢叶酸 + fMet－tRNA^{fMet}$$

30S 亚基具有专一地识别和选择 mRNA 起始点的性质。经研究发现,30S 亚基是通过其 16SrRNA 的 3′端与 mRNA 起始密码子 5′端碱基配对结合的。这两个互补序列的配合,使起始密码子 AUG 能与起始 tRNA 的反密码子相结合。据上述可知,30S 起始复合物由 fMet－$tRNA^{fMet}$、GTP、IF_1、IF_2、mRNA 及 30S 小亚基等组成。此后,50S 亚基进入 30S 起始物,生成 70S 起始复合物。

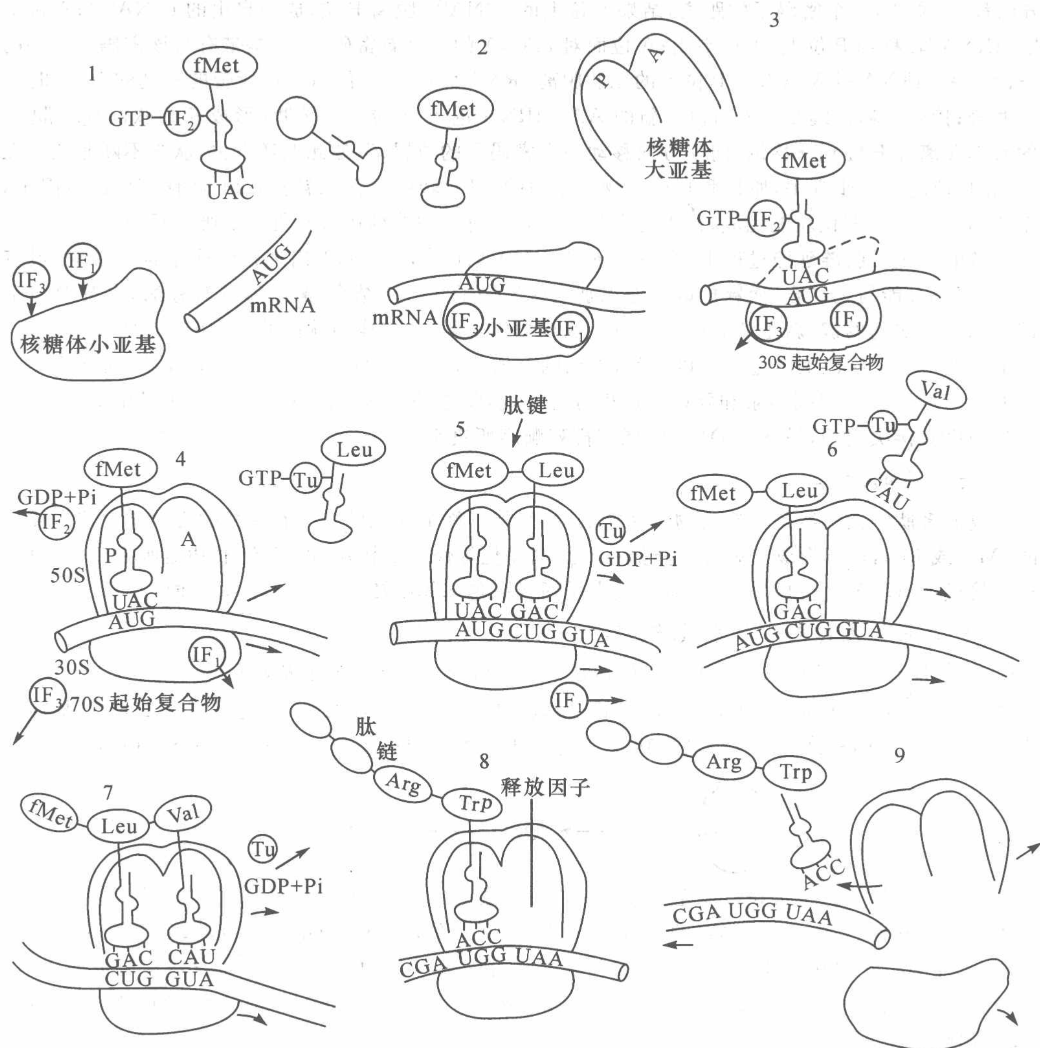


图 4-83　细菌蛋白质合成的 3 个阶段

1—4 为起始阶段；　5—7 为延长阶段；　8—9 为终止阶段

真核生物与原核生物的肽链的起始略有不同。真核生物的起始 tRNA 是 Met— $tRNA^{Met}$。其 80S 起始复合物的形成大概过程是，40S 小亚基首先与 Met－$tRNA^{Met}$ 相结合，再与模板 mRNA 结合，最后与 60S 大亚基结合生成 80S－mRNA－Met－$tRNA^{Met}$ 起始复合物。80S 起始物生成除需要 GTP 提供能量外，也需要 Mg^{2+}、NH_4^+ 及 3 个起始因子（ⅠF_1、ⅠF_2、ⅠF_3）的参与。

3. 肽链的延长

（1）氨酰－tRNA 进入核糖体的 A 位　30S 起始复合物形成的过程中，第一个 fMet－$tRNA^{fMet}$ 放在大亚基的 P（肽基）位点；70S 复合物形成之后，第二个 AA－tRNA 在延伸因子 EF－Tu 及 GTP 的存在下，被结合到大亚基的 A（氨基酰）位点上。该 AA－tRNA 以它的反密码子和 mRNA 的密码子以氢键连接起来，它所带的氨基酸就是即将生成肽链的第二个氨基酸。至于 fMet－$tRNA^{fMet}$ 为什么不能到第 A 位上，这是因为 EF－Tu 只能和 fMet－$tRNA^{fMet}$ 以外的其他 AA－tRNA 起反应，所以起始 $tRNA^{fMet}$ 不能落在 A 位上，这也是 mRNA 内部的 AUG 不会被起始 $tRNA^{fMet}$ 读出，肽链中不会出现甲酰甲硫氨酸的原因。

（2）肽键的形成　经上述作用后，在该核糖体－mRNA－AA－tRNA（第二个氨基酸）复合物中的 AA－tRNA 占据着 A 位，fMet－tRNAf^{Met} 占据着 P 位。在肽基转移酶（rRNA）的作用下，P 位上的甲酰甲硫氨酸脱离 $tRNA^{fMet}$，而与 A 位上 tRNA 所带的氨基酸上的－NH_2 连接形成肽键。接着核糖体沿 mRNA 的 5′

→3′方向移动(阅读)一个密码子的距离,结果P位上的$tRNA^{fMet}$脱离P位,成为自由的$tRNA^{fMet}$;A位上的"二肽－tRNA"转移到P位上,A位空出;A位面对mRNA的一个新密码子,于是带有与该密码子互补的反密码子的AA－tRNA进入A位。P位上的二肽脱离tRNA而连到A位tRNA所带的氨基酸上,此时就形成了三肽链;接着核糖体继续沿着"进位(新的AA－tRNA进入A位)→转肽(形成新的肽键)[→脱落(P位上的tRNA离开P位)]→移位(向3′方向移动一个密码子的位置)",如此循环下去,肽链不断延长。在进位、转肽和移位的三个步骤中,原核和真核生物是相似的,只有转肽过程不需要GTP和任何蛋白质因子,仅靠核糖体rRNA自身催化就能完成,这也是在蛋白质合成过程中核糖体参与催化的唯一反应。

4. 肽链的终止　肽链延伸过程中,当终止密码子UAA、UAG或UGA出现在核糖体的A位时,没有相应的AA－tRNA能与之结合,而释放因子能识别这些密码子并与之结合,激活肽基转移酶,水解P位上的多肽链与tRNA之间的键,新生的肽链和tRNA从核糖体上释放,完成多肽链的合成(图4-81)。

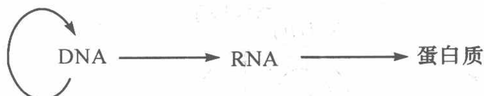
从上述翻译三个阶段的全过程可以看到,多肽的合成都是从$-NH_2$一端的氨基酸开始,而终止于最后氨基酸的$-COOH$端。根据转录和翻译的过程可以发现,肽链的氨基酸残基的排列顺序是由mRNA上的碱基排列顺序直接决定的,最终由DNA的碱基排列顺序所决定。

(三)蛋白质的加工

新生成的多肽链大多数是没有生物学功能的,必须加工修饰才能转变为有活性的蛋白质。首先要切除N端的fMet或Met,还要形成二硫键,进行磷酸化、糖基化等修饰并切除新生肽链非功能所需要的片段,然后经过剪接成为有功能的蛋白质,从细胞质或内质网或高尔基体中转运到需要该蛋白质的场所。

(四)中心法则及其内容的补充与完善

DNA分子储存有遗传信息,DNA分子的遗传信息可以由于自我复制而传给新一代的DNA分子,也可以转录成mRNA,mRNA再把信息转译成蛋白质,这就是生物学的中心法则,由克里克于1957年提出。这一法则充分体现了DNA分子的两个基本功能:信息流从DNA→DNA和DNA→RNA→蛋白质。



上面讲的遗传信息的转录和转译完全符合这一中心法则,这是主要的信息流动方向,但不是唯一的方向。后来科学又发现,一些RNA病毒的遗传信息可以按另外的,甚至相反的方向流动,分述如下:

1. RNA复制　一些植物RNA病毒如烟草花叶病毒TMV,动物RNA病毒如脊髓灰质炎病毒,以及RNA噬菌体等在侵入细胞后,可以产生RNA复制酶,然后以自己为模板,复制出互补的RNA,再由这些RNA复制出病毒RNA。

2. 反转录　1970年3位生物学家(Temin,Mizufani及Baltimore)发现了与原来的中心法则不同的情况,即遗传信息由RNA转录给DNA,称为反转录或逆转录,这是在RNA致癌病毒中发现的。

这一发现不但说明了致癌RNA病毒所以造成恶性转化的原因,还证明了RNA在反转录酶存在下的反转录功能。现在有些人认为在正常细胞中,如在胚胎发育早期的细胞迅速分裂中,以及分裂的淋巴细胞中,也同样存在这种反转录的过程。

3. DNA转译　在实验室中还可以使DNA直接转译成蛋白质。用链霉素或新霉素可使核糖体与单链的DNA结合,这一单链DNA就可代替mRNA转录成多肽。这一过程在正常细胞中大概是不存在的,但却是一个可能的过程。

由于发现了以上的几种新的遗传信息流,以及发现了某些蛋白质能够调节DNA的复制、转录和转译过程,因此更正确的中心法则示意图应是图4-84。

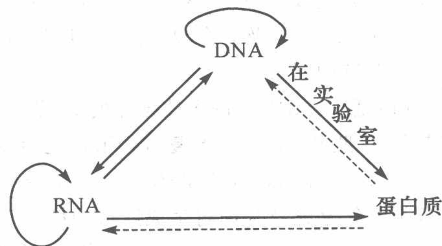


图4-84　中心法则示意图
图中实线表示信息流,虚线表示对信息流的调节(如酶的作用等)

第十二节 细胞中各有机物代谢的相互关系

一、细胞中各有机物代谢的两大方面及其代谢的三个阶段

细胞代谢的全过程是十分复杂的。在细胞代谢过程中，旧的结构和物质不断地分解，新的结构和物质不断地合成。这就是说，全部代谢过程包含分解代谢和合成代谢 2 个相反相成的部分。

图 4-85 以图解的方式说明核酸、蛋白质、多糖和脂类等大分子的分解代谢和合成代谢的过程和它们彼此在代谢途径中的关系。

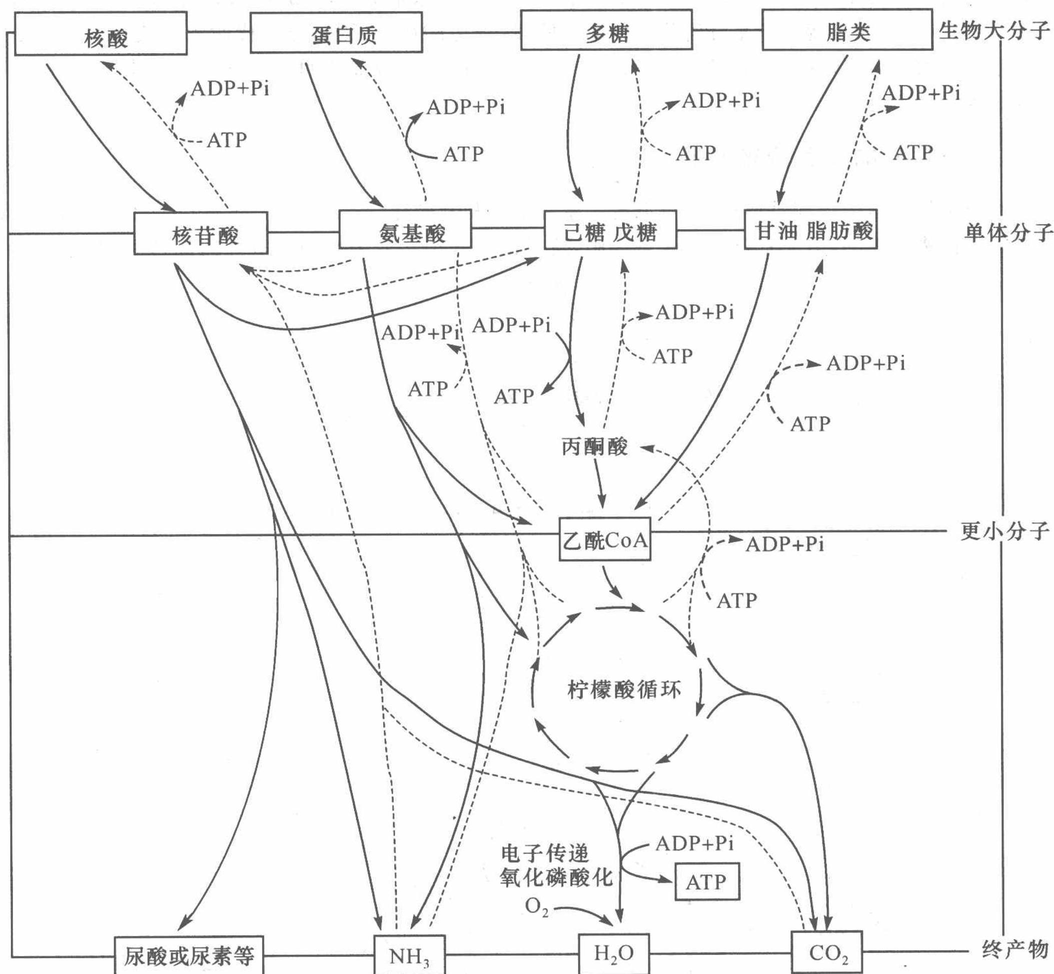


图 4-85 细胞中各种物质的分解代谢和合成代谢的共同途径

（自养型细胞还能将 H_2O 和 CO_2 合成有机物）

（一）分解代谢的三个阶段

分解代谢的全过程大体可分为 3 个阶段。第一阶段：大分子降解为组成它们的种类较少的单体分子，如多糖降解为葡萄糖或五碳糖（戊糖），脂肪降解为甘油和各种脂肪酸，蛋白质降解为氨基酸，核酸降解为核苷酸等。第二阶段：第一阶段的多种分子转化并集中成种类更少的且更小的分子，如六碳糖、五碳糖和甘油均降解为三碳的 PGAL，再进一步降解为二碳的乙酰－CoA，各种脂肪酸也分解而成乙酰－CoA，各种氨基酸经过转氨，将氨基排出后，降解而成乙酰－CoA 以及柠檬酸循环中的各种中间产物，如 α-酮戊二酸、琥珀

酸、延胡索酸、草酰乙酸等。第三阶段:第二阶段的产物通过共同的代谢途径最后氧化成 CO_2 和水。

(二)合成代谢的三个阶段

合成代谢的全过程也可分为3个阶段,这3个阶段和分解代谢的3个阶段正好是相反的。以蛋白合成为例来说:第一阶段是简单的前身小分子,如 α-酮戊二酸、草酰乙酸、NH_3 等的形成阶段;第二阶段是 α-酮戊二酸等小分子氨基化而成氨基酸的阶段;第三阶段是氨基酸合成肽链的阶段。

(三)合成代谢和分解代谢途径的关系

合成代谢和分解代谢的2个"往返"过程只能说是基本一样,不是每一步化学反应都是可逆的,并且2个过程所需的酶和场所也常有差别。例如,糖原降解为乳酸需要12种酶的顺序催化,而从乳酸合成糖原却只需要这12种酶中的9种,其余3种则以完全不同的酶来代替。蛋白质、脂肪等和乙酰—CoA之间的合成和分解代谢途径也是不完全一样的。打个比喻说,分解代谢好像是下山,合成代谢好像是上山,各有各的道路,这样就避免了互相干扰。但是分解代谢的第三阶段(柠檬酸循环)则是分解代谢和合成代谢所共有的。分解代谢通过第三阶段而把从第二阶段得来的小分子完全降解。合成代谢则以这一阶段中的小分子为前体物合成第二阶段的较大分子。

二、物质代谢的相互转化关系

各种分子的代谢途径都是连通的,可以有一定程度的相互转化(图4-86,87,88,89)。北京鸭是用含糖甚多的谷类食物饲养的,但北京鸭可以长得很肥,这是由于糖类转变为脂肪之故。糖经过酵解和柠檬酸循

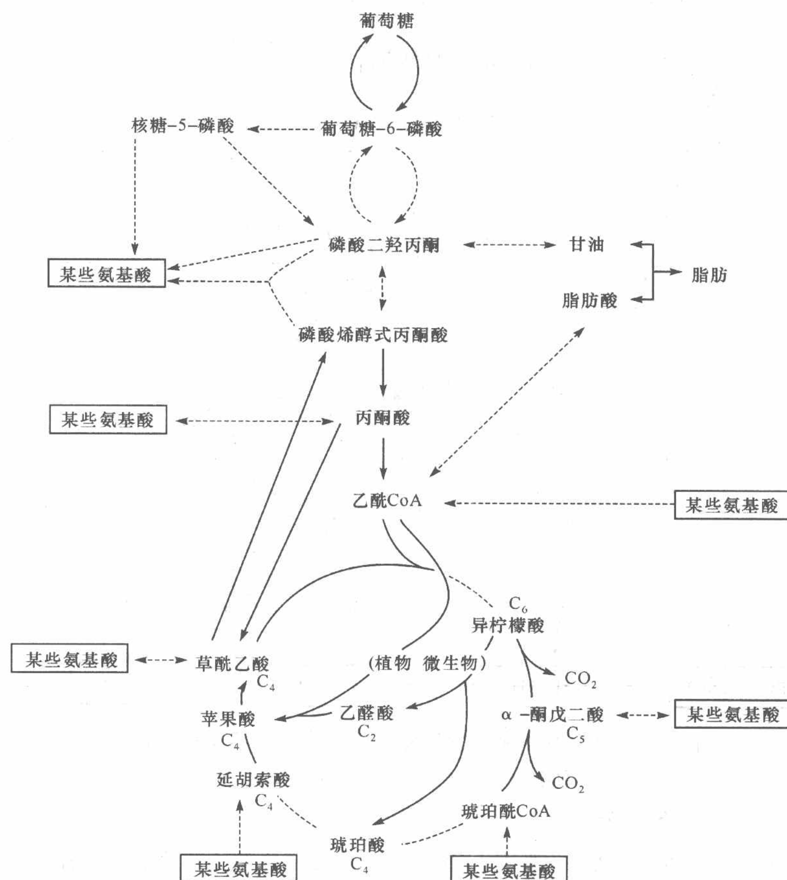


图4-86 三大有机物碳素代谢的具体转化关系

(↔表示过程的各步反应都可逆,↑↓表示过程的各步反应至少有一步不可逆,虚线表示有不只一步的化学反应)

环，可产生丙酮酸、α-酮戊二酸、草酰乙酸等，这几种酮酸可以经氨基化作用或转氨作用变成丙氨酸、谷氨酸及天冬氨酸，而有了氨基酸就有了合成蛋白质的原料了。蛋白质代谢的许多中间产物如甘氨酸、谷氨酰胺和天冬氨酸，为嘌呤和嘧啶的合成提供了原料。葡萄糖可以转变成戊糖，而嘌呤、嘧啶和戊糖则是核苷酸，即核酸单体的组成成分。

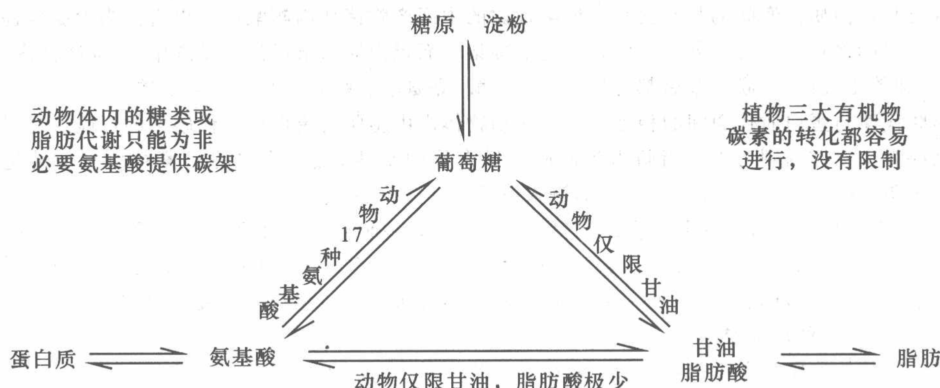


图 4-87　三大有机物碳素代谢的大致转化关系

图 4-88　植物体内主要有机物的转化关系

1. 糖类与脂肪之间的转化关系　由于糖代谢过程中存在磷酸二羟丙酮和乙酰 CoA，因而糖类可以在

细胞内大量转化成脂肪。动物细胞中，由于乙酰 CoA 不能逆转为丙酮酸而只进入三羧酸循环进行氧化脱羧，所以脂肪水解产生的只有甘油才能转化为糖类，因而不能大量转化。但在植物细胞和一些微生物细胞中，2 个乙酰 CoA 分子通过乙醛酸循环途径能产生 1 个琥珀酸，进而通过"延胡索酸→苹果酸→草酰乙酸→磷酸烯醇式丙酮酸→3-磷酸甘油醛"，再合成糖类物质，因此能由脂肪大量转化成糖类。

2. 糖类与蛋白质代谢间的相互关系　糖类代谢的中间产物诸如丙酮酸等可以直接为丙氨酸提供碳架，或者通过相当的途径为非必需氨基酸的合成提供碳架。而蛋白质水解成的氨基酸中，在动物体内除了色氨酸、亮氨酸和赖氨酸以外，脱氨基后都可生糖。色氨酸、亮氨酸和赖氨酸是生酮氨基酸。

3. 脂肪代谢与蛋白质代谢间的相互关系　在动物体内由脂肪为蛋白质提供碳架的可能性是很有限的，植物和某些微生物体内则可以由脂肪为蛋白质提供大量的 C 素；蛋白质中的 C 素可以大量转化成脂肪。动物细胞中脂肪酸 β-氧化产生的乙酰 CoA，进入三羧循环酸只对于形成 α-酮戊二酸有意义，并且还需要草酰乙酸参与，而 α-酮戊二酸又仅限于合成谷氨酸、谷氨酰胺和脯氨酸；甘油可以参与多种氨基酸的合成，但甘油含 C 量太少了，且 1 个脂肪分子水解只能产生 1 个甘油分子。植物细胞由于有乙醛酸循环，乙酰 CoA 不仅可用于 α-酮戊二酸的合成，更是能够合成草酰乙酸，并进一步转化为丙酮酸、磷酸二羟丙酮等多种有机物，因而可以参与各种氨基酸的合成。

4. 核酸和其他物质代谢的相互关系　核酸和其他物质代谢的相互关系上，不仅表现在物质转化上的密切联系，更是表现在通过基因选择性表达而直接或间接调控其他物质的代谢。

无机态氮与有机态氮代谢的相互转化可归纳图 4-89。

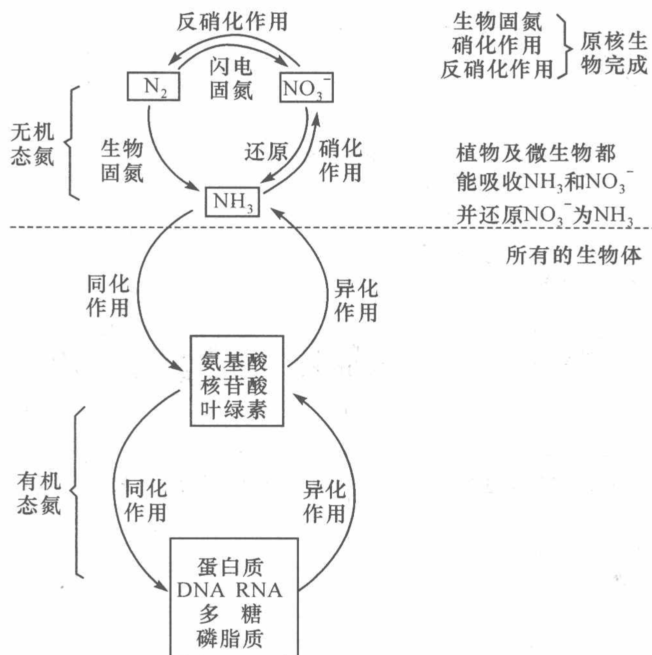


图 4-89　无机态氮与有机态氮的相互代谢转化

第五章　细胞的生命历程

细胞的生命历程也就是细胞的一生，包括细胞的增殖及其调控、细胞的生长与分化、细胞的衰老与凋亡，以及可能出现的细胞癌变等方面。

第一节　细胞增殖及其调控

一切生物体的个体生长与发育都是通过细胞的生长、增殖和分化来实现的。细胞增殖通过细胞分裂的方式进行。细胞分裂对于维持生物个体的正常生长和发育、繁殖和遗传具有十分重要的意义。细胞分裂的方式可以分为无丝分裂、有丝分裂和减数分裂三种。

一、细胞周期概述

细胞周期又称为细胞增殖周期，通常是指细胞从一次细胞分裂结束开始到下一次分裂结束为止之间的期限(图 5-1)。

高等生物体内，不同组织的细胞的增殖行为是不一致的。根据分裂能力的不同，细胞可分为周期细胞、G_0 期细胞(又称静止期细胞)和终端分化细胞三类。周期细胞是连续分裂细胞，如植物根尖生长点细胞、人的皮肤生发层细胞。G_0 期细胞是在一般情况下保持静止状态，不进行分裂，但它们在得到相关信号指使时又可重新进入细胞周期开始分裂，如结缔组织中的成纤维细胞与伤口愈合有关；人体的记忆 B 淋巴细胞，只有在接受相应的抗原刺激后才会大量分裂，尚未萌发的植物种子中的胚细胞也属于 G_0 期细胞。终端分化细胞是不分裂细胞，即永久地失去了分裂能力的细胞，如人出生后的神经细胞、骨骼肌细胞等。

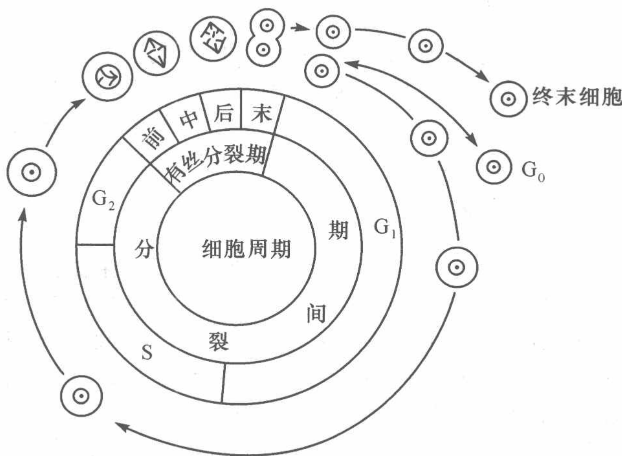


图 5-1　细胞增殖周期示意图

细胞周期可分为分裂间期和分裂期两个阶段。分裂间期是细胞增殖的物质准备和积累阶段，分裂期则是细胞增殖的实施过程。

二、细胞分裂间期

细胞从一次分裂结束到下一次分裂开始之间的间隔期称为间期。间期是细胞生长的阶段，其体积逐渐增大。在此期间，细胞内进行着旺盛的生理生化活动，为下一次分裂做好物质准备，其中最主要是完成 DNA 的复制和有关蛋白质的合成；然后，细胞才能进入有丝分裂期。所以，间期才成了一个细胞周期的开始阶段。

一个标准的细胞周期，其间期根据 DNA 的复制情况分为三个分期：即 G_1 期(G 是“gap”的缩写)或称复制前期，S 期或称复制期，G_2 期或称复制后期。现将各分期的主要特点简述如下：

(一)G_1 期

细胞进入 G_1 期后，即开始为下一次分裂做准备。主要进行 RNA、蛋白质和酶的合成。线粒体、叶绿

体、核糖体都增多了，内质网在更新扩大，高尔基体、溶酶体等都增加了数目。其中，RNA 的转录是关键，RNA 合成抑制剂可阻抑细胞从 G_1→S 期。动物细胞的 2 个中心粒也开始彼此分离并复制。这样，每对都含有彼此垂直的一大一小的 2 个中心粒，小的那个是新复制产生的，在以后的间期中逐渐长大。

在 G_1 期的晚期阶段有一个特定的时期，如果细胞通过这个时期，则会继续前进直到完成分裂为止。这个时期叫限制点或检验点。

细胞进入 G_1 期后可能出现三种情况（图 5-1）：(1)仍然属于周期细胞。它们不断进入 S 期，并通过其他各期而完成细胞分裂。(2)成了终端分化细胞。如神经细胞和哺乳动物的红细胞不再继续增殖，这种细胞终生处于 G_1 期，直到衰老死亡。(3)G_0 期细胞，即为处于非增殖状态的 G_1 期细胞。

（二）S 期

又称 DNA 复制期。在这一期中，进行 DNA 复制（但着丝粒的复制在中期完成），与 DNA 合成有关的酶、组蛋白及其 mRNA 的含量达到最高点。可见，DNA 与组蛋白的合成在时间上是同步的，并且组蛋白对 DNA 分子的复制可能有延长因子的作用。一个 DNA 分子的不同区段的复制，以及不同类型的 DNA 复制都有一定的时间顺序。如常染色质复制在先，异染色质复制在后。

在一般情况下，细胞一旦进入 S 期，细胞分裂就会继续进行下去，直到下一周期的 G_1 期。

（三）G_2 期

在 G_2 期，主要是大量合成 ATP、RNA、蛋白质，为细胞分裂做好物质和能量上的准备。与有丝分裂装置有关的微管蛋白的合成开始于 S 期，完成于 G_2 期。新复制的染色质开始螺旋化而缩短，中心粒完成复制而成 2 对中心粒。

高等生物体的细胞，细胞周期时间长短的主要差异在 G_1 期，而 S 期、G_2 期和 M 期（细胞分裂期）的总时间相对恒定，尤其是 M 期持续的时间更为恒定，常常仅持续 30～60min 左右。早期胚胎细胞的细胞周期，几乎只有 S 期和 M 期。总的来讲，同种细胞之间的细胞周期时间长短相似或相同；不同细胞种类之间的细胞周期时间长短常差别很大，有的细胞增殖一次仅需几十分钟，有的长达几十年。

三、无丝分裂过程

无丝分裂也叫直接分裂，是最先被发现的一种细胞分裂方式。无丝分裂较有丝分裂简单，细胞进行无丝分裂时，核的变化没有像有丝分裂过程中所看到的那样复杂。首先是核仁先行分裂，当中连以细丝，继而核延长并缢裂成两部分；接着细胞质也拉长并分裂，形成两个子细胞，其间不经过染色体的变化（图 5-2）。这种由一个细胞直接分裂为两个细胞的无丝分裂，称为二分裂。有时一个母细胞的核先分裂成许多子核，每一子核各有一部分细胞质，并各自形成新的细胞膜，结果一个细胞可分裂成许多个新细胞，这种无丝分裂称多分裂。还有一种无丝分裂方式为出芽分裂，是由母核表面突出一个芽，核仁也伸入其中，然后核芽断裂形成一个新核，进而分裂出一个新细胞。如酵母菌就用此种方式繁殖。

过去认为无丝分裂主要见于细菌等低等生物和高等生物体内衰老或病态的细胞中。但近年来研究，发现无丝分裂也普遍存在于高等生物的多种组织器官中。例如动物的上皮组织、疏松结缔组织、肌肉组织和肝细胞等；植物各种器官的薄壁组织、表皮、生长点和胚乳等细胞中都发现过无丝分裂。无丝分裂由于在分裂过程中不形成染色体，分裂迅速，消耗能量较少，在分裂过程中可继续执行细胞的功能，因而具有一定的适应意义。

四、有丝分裂过程

（一）有丝分裂的过程

有丝分裂的全过程可分为前期、前中期、中期、后期和末期等五个阶段。在核分裂进入后期或末期时，细胞质分裂将细胞分为 2 个子细胞。图 5-3 是动物细胞有丝分裂全过程的图解。这五个时期的特点是：RNA 合成停止，蛋白质合成减少，染色体高度螺旋化。动物细胞和植物细胞的有丝分裂过程大体一致，但在细节上有差别。下面以动物为例。

1. 前期

(1)染色质浓缩成染色体　标志间期细胞进入前期的第一特征是：染色质丝螺旋缠绕而成显微镜下可

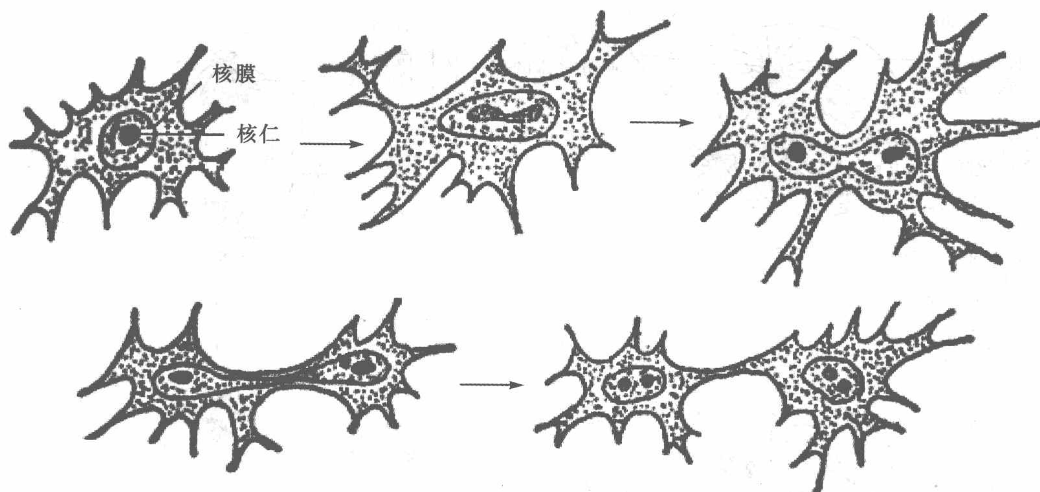


图 5-2　鼠腱细胞无丝分裂图解

见的、有特定结构的、并有一定数目的染色体。由于有染色体的出现，细胞分裂才被称为有丝分裂。染色体逐渐变短变粗，每个染色体实际上含有 2 个并列的染色单体，这反映了染色体在分裂间期的某一时期已经复制，即一个 DNA 分子已经复制(纵裂)为二了。2 个染色单体上各有一个由特殊的 DNA 序列构成的着丝粒，着丝粒紧密并列，在每一着丝粒的外侧还有一蛋白质复合体组装其上，称为动粒(图 5-3,8)。染色体先是随机地散布于核中，以后逐渐移向核周。

(2)核仁解体，并逐渐消失

(3)微管开始组装纺锤体　分散于细胞质中的微管在前期开始时也解聚而形成一个大的微管蛋白分子库，供组装纺锤体之用。纺锤体由成束的微管所组成。中心体的外围有成辐射状排列的微管，形成光学显微镜下可见的星丝，星丝和中心体合称星体。2 个星体最初在核膜外保持一定距离，至晚前期，由于星体间的微管，即极微管的延伸，两个星体被推向相反的两极。

2. 前中期

(1)核膜破裂　核膜破裂标志着前中期的开始。核膜破裂后，以小膜泡的形式分散到细胞质中。核膜下面的核纤层不再黏附在这些核膜片段上，而解聚成分散的肽链。

(2)染色体进一步凝集浓缩　染色体变粗变短，形成明显的 X 形染色体结构。染色体在一定区域内剧烈运动。

(3)纺锤体的装配　在前期，两个星体的形成和向两极的运动，事实上标志着纺锤体装配的开始。随之，星体微管逐渐向“细胞核”内侵入，有的星体微管迅速捕获染色体，并与染色体一侧的动粒结合，形成动粒微管。而由另一极星体发出的微管则迅速与染色体另一侧的动粒相联结。另一些星体微管的游离端也逐渐侵入核内，但不与染色体相连，形成极性微管。动粒微管、极性微管以及辅助分子共同组成纺锤体。

3. 中期

染色体继续浓缩变短，染色体上的动粒微管继续向细胞两极延伸而达到中心体。可能是由于染色体上相反方向的动粒微管的牵引和平衡作用，各染色体都排列到纺锤体的中央，它们的着丝粒都位于细胞中央的同一平面，即赤道面上，这是中期的标志。中期持续时间一般较长。

除动粒微管外，许多极性微管在赤道区域也相互搭桥，形成貌似连续微管结构。整个纺锤体微管数量在不同物种之间变化很大，少则 10 多根，多的有数千乃至上万根。如有一种真菌仅有 10 根纺锤体微管，有一种小袋鼠约有 1500 根，植物百合则有 10000 根。

4. 后期

染色体的着丝粒分为 2 个(表示着丝粒这 DNA 片段复制已经完成)，导致每个染色体的 2 个单体成为 2 个独立的子染色体。可能是由于动粒微管的(＋)端不断解聚而缩短，使各对子染色体彼此分开，它们以相同的速度分别向两极移动；同时极微管不断延长，因而纺锤体两极之间的距离也逐渐增长。

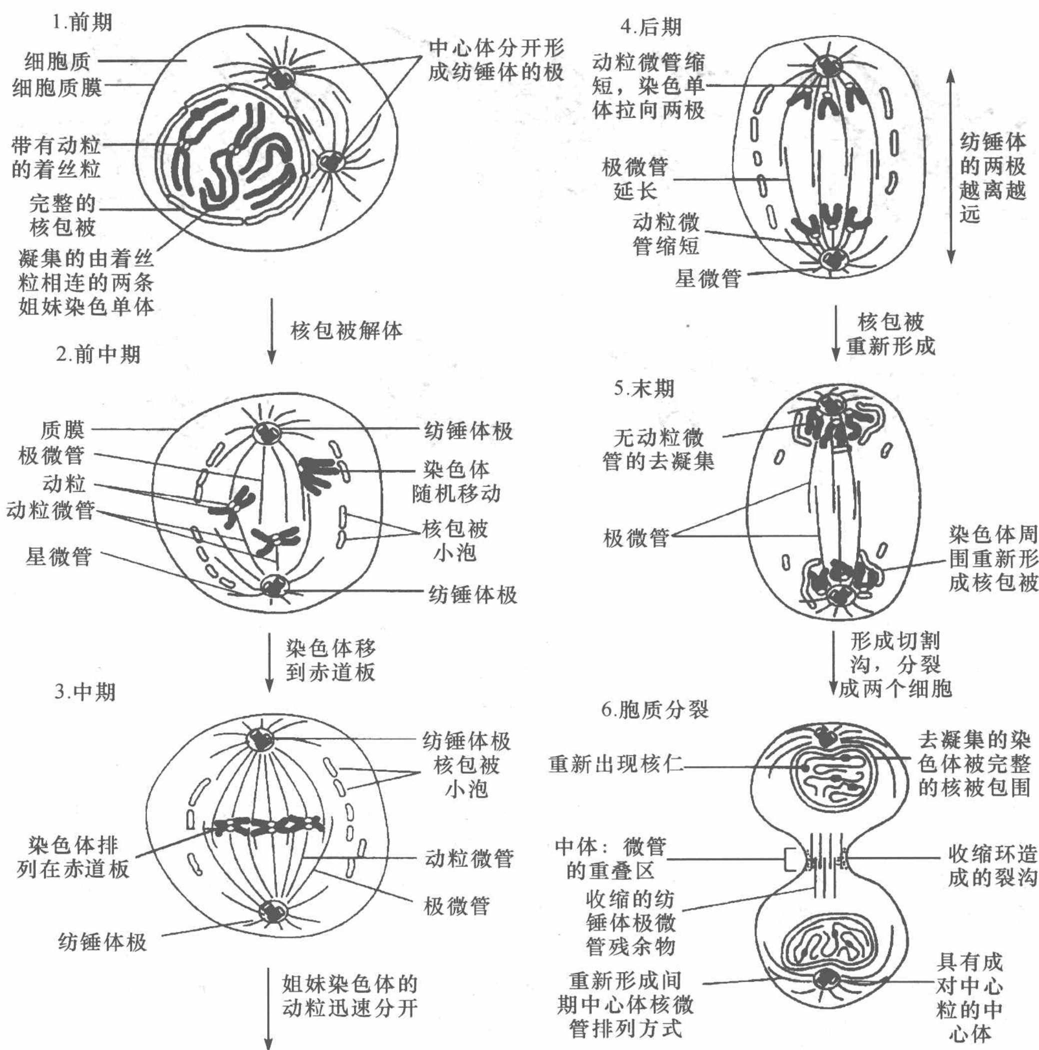


图 5-3　动物细胞有丝分裂过程

5. 末期

分离的两组染色体分别抵达两极时，动粒微管消失。极微管进一步延伸，使两组染色体的距离进一步加大。在两组染色体的外围，核膜重新形成，染色体伸展延长，最后成为染色质。核仁也开始出现，DNA 合成功能逐渐恢复，细胞核恢复了新时期形态。至此，细胞核的有丝分裂结束。

6. 细胞质分裂

在后期或末期，细胞质开始分裂。在动物细胞，细胞膜在两极之间的“赤道”内侧上形成一个由肌动蛋白微丝和肌球蛋白构成的环带。微丝收缩使细胞膜以垂直于纺锤体轴的方向向内凹陷，形成环沟，环沟渐渐加深，最后将细胞分割成为 2 个子细胞。由于环沟一般都是位于细胞长轴的中点，即赤道面上的，因而 2 个子细胞的大小总是相等的。有些细胞在分裂时，环沟的位置偏向一侧，因而产生 2 个大小不等的子细胞。这种不对称的细胞分裂在动物产生卵细胞发生的过程中，以及在某些胚胎的早期发育过程中（如蛙的受精卵的第三次卵裂）常常可以见到。

细胞质分裂整个过程可以简单地归纳为 4 个步骤：①分裂沟位置的确立；②肌动蛋白聚集和收缩环形成；③收缩环收缩；④收缩环处细胞膜融合并形成两个子细胞。

分裂沟的定位与纺锤体的位置明显相关。人为地改变纺锤体的位置可以使分裂沟的位置改变。对分裂沟定位的分子作用机制目前尚不清楚，但 R. Papport 等人的系列实验显示，极性微管参与了分裂沟的

形成。

(二)植物细胞有丝分裂周期

植物细胞有丝分裂周期与动物细胞的标准细胞周期非常相似,也含有 G_1 期、S 期、G_2 期和 M 期四个时期。但植物细胞的细胞周期至少含有两个突出的特点:

1. 植物细胞不含中心粒,但在细胞分裂时可以正常装配纺锤体。

2. 植物细胞质的分裂不是在细胞表面出现环沟,而是在细胞内形成新的细胞壁,将 2 个子细胞分隔开来。如图 5-4,在细胞分裂的晚后期和末期,残留的纺锤体微管在细胞赤道面的中央密集成圆柱状结构,称为成膜体,其内部微管以平行方式排列;同时,带有细胞壁前体物质的高尔基体或内质网囊泡也向细胞中央集中,它们在赤道面上彼此融合而成有膜包围的平板,即细胞板,这将成为细胞壁的中胶层,其主要成分是果胶;囊泡的膜则在中胶层两侧形成新的细胞膜。在小泡融合过程中其间往往有一些管状的内质网穿过(受基因控制),将来形成贯穿两相邻子细胞之间的胞间连丝。高尔基体或内质网囊泡继续向赤道面集中、融合,使细胞板不断向外延伸,最后达到细胞的外周而与原来的细胞壁、细胞膜连接起来,此时,2 个子细胞就完全被分隔开了。在中胶层形成之后,随即在中胶层和质膜之间继续沉积物质,形成初生壁。

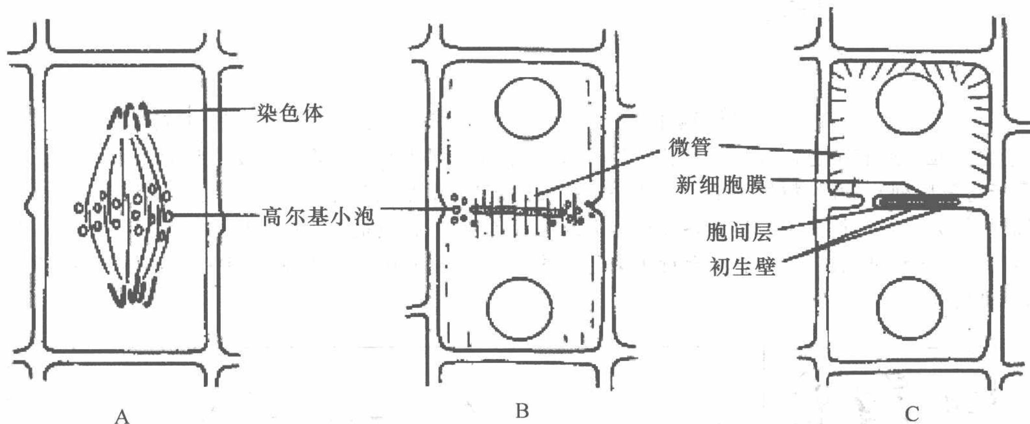


图 5-4 高等植物细胞质分裂

A. 有丝分裂末期,高尔基体小泡聚集于赤道板 B. 小泡愈合而成细胞板 C. 生成新的细胞壁和细胞膜

(三)与细胞分裂直接相关的亚细胞结构综述

1. 中心体及微管组织中心 中心体是动物细胞的微管组织中心。中心体在 G_1 期末开始复制,完成于 G_2 期。到前期,2 对中心粒开始相互分离并向细胞的两极移动,参与装配纺锤体。

2. 纺锤体 高等生物细胞的纺锤体呈纺锤状(图 5-5),主要由微管和微管结合蛋白组成。组成纺锤体的微管可以分为动粒微管和极微管。动粒微管的(−)端与中心体相连,(+)端与动粒相连。动粒微管伸长,在(+)端与动粒结合之前,主要靠(+)端较快地聚合微管蛋白;在(+)端与动粒结合之后,只能靠(−)端聚合微管蛋白。极微管的(−)端与中心体相连,(+)端游离于细胞的赤道板附近,因而从两极发出的极微管常在赤道处相互搭桥。细胞有丝分裂后期开始,动粒微管通过解聚(+)端微管蛋白而缩短,并牵引染色体向两极移动。通常每个纺锤体平均含有约 10^8 个微管蛋白分子,纺锤体微管就是由这些微管蛋白分子组装而成的。

3. 染色体

(1)染色体的一般形态和着丝粒、动粒、端粒

①形态 除极少例外,如甲藻和双翅目昆虫的果蝇等幼虫唾腺细胞的巨大染色体外,间期核中没有光学显微镜下可见的染色体。在间期核中,染色质成极细的串珠状丝。有丝分裂期,这些细长的染色质丝卷曲、折叠(图 5-7B),而成为在光学显微镜下可见的染色体(当细胞染过色时)。特别是在分裂中期或后期,染色体高度折叠,显得最清楚。用一定浓度的紫杉醇溶液处理细胞,使纺锤体保持稳定而不解聚,染色体就停留在中期阶段,此时在光镜下观察染色体的形态、计算染色体的数目,最为适宜。

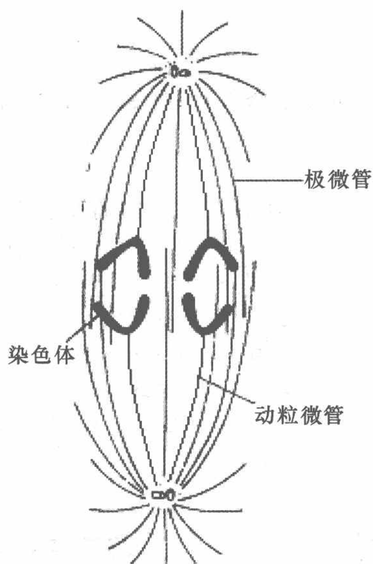


图 5-5　早后期纺锤体

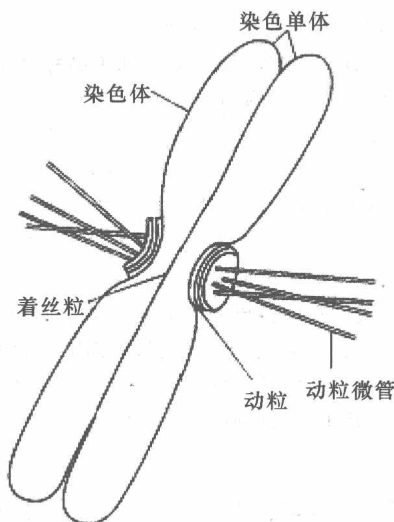


图 5-6　中期染色体及其动粒微管

②着丝粒　所有染色体都有着丝粒(图 5-6,7)。着丝粒是 DNA 分子中一段特殊的脱氧核糖核苷酸序列(属于重复序列)。着丝粒位于染色体的一个缩细的部位,即主缢痕中。着丝粒是异染色质,是染色体最后复制的部分。着丝粒和主缢痕在各染色体上的位置是确定的:或是位于染色体中央而将染色体分为等长的两臂,或是偏于染色体的一侧,甚至近于染色体的一端,因而有中粒染色体、近中粒染色体、端粒染色体和近端粒染色体之分。

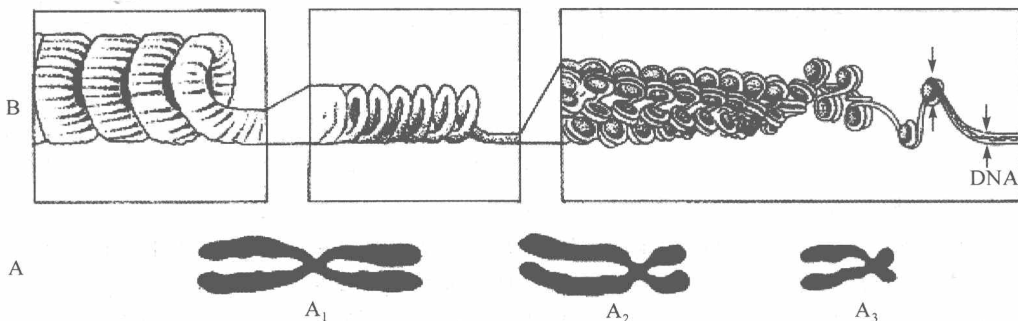


图 5-7　染色体结构

A. 光镜下人的 3 对染色体　B. 染色体结构模式图

(A_1. 第 1 对,等臂染色体　A_2. 第 5 对,近端粒染色体　A_3. 第 13 对,端粒染色体)

③动粒　高等生物,在着丝粒的外面,即在光学显微镜下所见主缢痕的周围,还附有另一结构,即动粒又称着丝点。每条中期染色体上含有两个动粒,分别位于着丝粒的两侧。细胞分裂后,两个动粒分别被分配到两个子细胞中。当细胞再次进入 S 期后,动粒又会重新复制。动粒的主要成分是蛋白质,染色体依靠动粒捕捉纺锤体的动粒微管。没有动粒的染色体不能与纺锤体微管发生有机联系,也不能和其他染色体一起向两极运动。

④端粒　真核细胞的染色体都是线形的。线形染色体只有在两端的一段碱基序列保持完整时才能正常复制,这一特定序列称为端粒。酵母菌(真菌类)的染色体是线形的,但酵母细胞中还另有环状的 DNA 分子,称为质粒。质粒是能够复制的,但如果将环形的质粒分子用酶切断而成线形,它就失去复制的能力了。此时,如果将酵母染色体两端(端粒部分)用酶切下,接到线形质粒的末端上,这一线形质粒分子就又有了复制的能力。尤其有趣的是,用其他细胞,如用四膜虫(原生动物)染色体端粒代替酵母染色体端粒,也能使酵母的线形质粒分子恢复复制能力。由此可知,染色体末端存在着特定的端粒序列,由于端粒的存在才

能实现正常复制。

(2)性染色体和常染色体　所谓性染色体，就是决定生物个体性别的染色体。人有 23 对染色体，其中 22 对男女都一样，称为常染色体，另一对男女不同，称为性染色体。女人的一对性染色体，形态相同，可用 X 代表；男人的一对性染色体异型，有一个和女人的性染色体形态一样，是 X 染色体，另一个称 Y 染色体。因此，XX 是女人，XY 是男人。果蝇共有 4 对染色体，其中 3 对是常染色体，一对是性染色体。雌果蝇是 XX，雄果蝇是 XY。

(3)染色体数目　各种生物染色体的数目是恒定的，人有 46 个(23 对)染色体，果蝇有 8 个(4 对)染色体，玉米有 20 个(10 对)染色体(表 5-1)。

表 5-1

种　名	染色体数($2n$)
白　菜	18
黄　瓜	14
花　生	40
向日葵	34
西红柿	24
玉　米	20
小　麦	42
家　蝇	12
果　蝇	8
蜜　蜂	♀32，♂16
蛙	26
蟾　蜍	22
鸡	78
大　鼠	42
猫	38
狗	78
人	46

染色体的数目如果因某种原因而发生了异常，例如，某一对染色体多了一个或少了一个，或全部染色体都各多了一个等等，生物的性状就会发生异常。人类的有些疾病就是由于染色体数目的异常而引起的，如人的 21 三体综合征就是第 21 号染色体多了一个引起的，等等。这些都将在“遗传与变异”一章中介绍。

(4)染色体带型　用荧光染料阿的平染分裂中期的染色体，在荧光显微镜下可看到染色体上出现发荧光的横带，称为 Q 带(图 5-8)。由于荧光染料容易消退，现在研究带型更多使用的是一种永久性染色技术，即吉姆萨氏染色。这本是一种血液染色技术，现在用来显示染色体带型，效果很好。将分裂中期染色体加温或用蛋白水解酶稍加处理，用吉姆萨氏染色，染色体上即出现横带，称为 G 带。如将染色体用热碱溶液处理，再做吉姆萨氏染色，染色体上就出现另一套横带，称为 R 带。G 带和 R 带不重叠，就是说，显示 G 带的方法不能显示 R 带，反之亦然。这是因为 DNA 分子中不同的核苷酸序列对不同的染料或染色技术有不同的反应之故。吉姆萨氏染色显示的 G 带是富含 A—T 核苷酸的片段；热碱溶液处理后，吉姆萨氏染色则显示富含 G—C 序列的 R 带。

各个染色体的带型形态是稳定的，因此根据带型即可区分不同的染色体。人的 23 对染色体都可根据带型而区分。不同的物种，染色体的带型各有特点。从生物进化上看，带型又是一个相当保守的特征，人的各染色体的带型和黑猩猩、猩猩和大猩猩的相应染色体的带型基本相同。

(5)染色体组和染色体组型

①染色体组和基因组　在学习染色体组概念之前，先来明确另外两个相关的概念：同源染色体就是一个来自于父方、另一个来自于母方，形态大小一般相同，结构相同或极为相似，在减数第一次分裂一定能联会的两个染色体。等位基因就是位于同源染色体上的相同位置上、控制相对性状的异质基因，其中的一个基因是由另一个突变而来的。

染色体组是指某种生物细胞中起源相同、形态各异、功能不同而又协调的一套完整的非同源染色体及其携带的一套非等位基因。也就是说，一个体细胞中各对同源染色体分别提供一条所组成的一个染色体集合，就是一个染色体组(用符号 N 表示)。

基因组有核基因组、线粒体基因组、质体基因组和病毒基因组之分。我们通常所讲的基因组就是指核基因组。对于雌雄同体的生物来说，一个染色体组的基因构成了一个基因组；对于雌雄异体的人类来说，一个基因组的基因包括 22 个常染色体和 X、Y 性染色体上的全部基因。

具有一个染色体组的细胞和由这样细胞组成的个体称为一倍体，表示为 $1N$。具有两个染色体组的细胞和由这样细胞组成的个体称为二倍体，表示为 $2N$。具有三个或三个以上染色体组的细胞和由这样细胞组成的个体称为多倍体。具有正常体细胞一半染色体组数的个体，即由生殖细胞直接发育而来的个体称为单倍体；二倍体的单倍体实际上是一倍体，四倍体的单倍体实际上是二倍体，等等。

②染色体组型　一个细胞中全部的中期染色体在数目、大小、形态和带型上的综合特征统称为核型，或染色体组型。对于大部分生物来说，某一生物个体所有细胞的核型都相同，但却有种的特异性。例如，人有 23 对染色体，可按它们的形态、大小、着丝粒的位置等，把它们顺序排列成 1～22 对，另外还有 1 对性染色体(XX 或 XY)，这就成了人的染色体组型。可以说，如果两个个体的染色体组型是相同的话，那么这两个

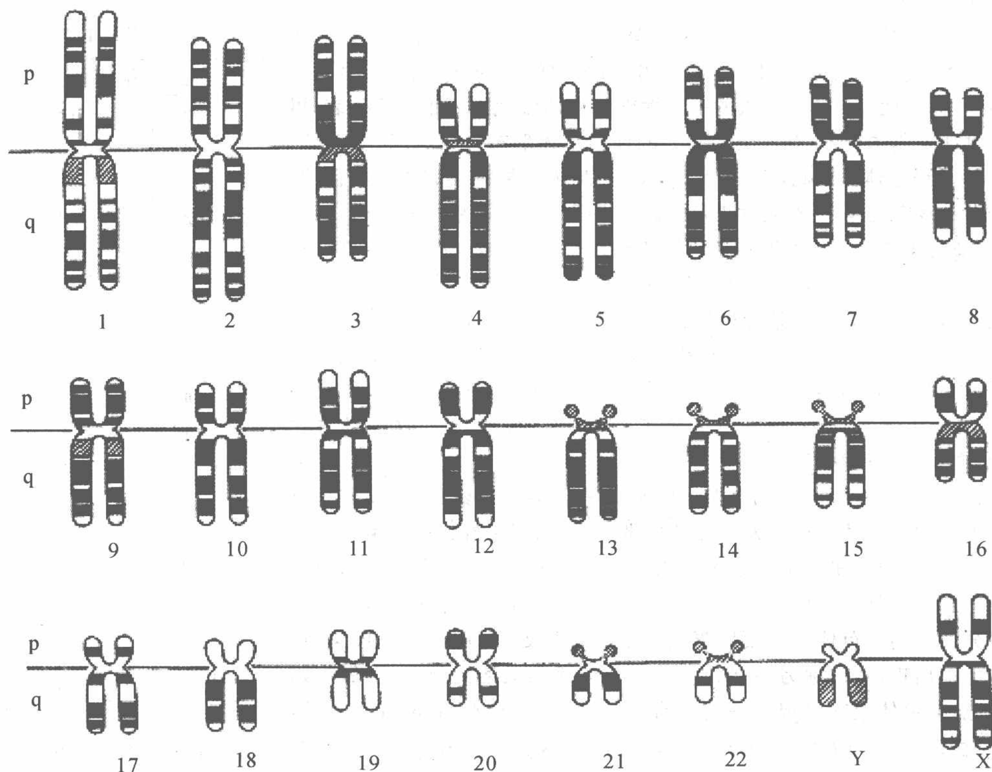


图 5-8　人染色体带型

（每一染色体的两臂分别定名为 p 和 q，白色为 R 带，黑色为 Q 带和 G 带，斜线带为可变带）

个体一定是同属一个物种的生物。

4. 核膜的解体和再生　在细胞分裂的前期，核纤层蛋白高度磷酸化而解体，这可能是核膜和其上的核膜孔都分别破开的原因。核膜破成或大或小的封闭的小泡（即膜泡），其形状和内质网膜难以区分。在有丝分裂进入末期时，去磷酸化作用的发生，使核纤层蛋白重新聚合并使膜泡相互融合而成核被膜，核膜孔也重新组装到新的核被膜上。在各染色体聚拢、解聚而成染色质时，各染色体外的核被膜也融合为一，其上的核膜孔也开始执行主动运输的任务。至此，一个完整的核被膜建成（图 5-9）。

用爪蟾卵的粗提取物可观察核被膜在活体外的解体和组装。如果提取物来自 M 期细胞，提出物中即可出现核被膜解体过程。如果是间期细胞的提取物，则可见到解体的核被膜重新建成完整的核膜。这一过程需要有 DNA 参加，否则不能重建成核，但对 DNA 的特异性则无要求，即使是噬菌体的 DNA，也可促成这一过程。

（四）细胞器的分配

细胞分裂不但要使 2 个子细胞获得和原来细胞相同的成套染色体，也必须保证它们都能获得细胞中的各种细胞器。在分裂过程中，线粒体和叶绿体与细胞分裂同步，数量加倍；其他膜质的细胞器如内质网、高尔基体等要生长并断成片段，这样更有利于均等分配。各种细胞器的增生都是在细胞分裂之前的间期发生的。

（五）特异的细胞有丝分裂周期

特异的细胞周期是指那些特殊的细胞所具有的与标准细胞周期相比有着鲜明特点的细胞周期。

1. 早期胚胎细胞的细胞周期　早期胚胎细胞的细胞周期主要指受精卵在卵裂过程中的细胞周期。这是因为卵细胞在成熟过程中已经积累了大量的物质基础，包括大量的 mRNA，基本上可以满足早期胚胎发育的物质需要。它们的最显著特点是：①受精卵迅速卵裂，卵裂球的总体积不增加，只是卵裂球的细胞数目在增加。②一个细胞周期所持续的时间大大短于一个体细胞周期所持续的时间。早期胚胎细胞周期的 G_1

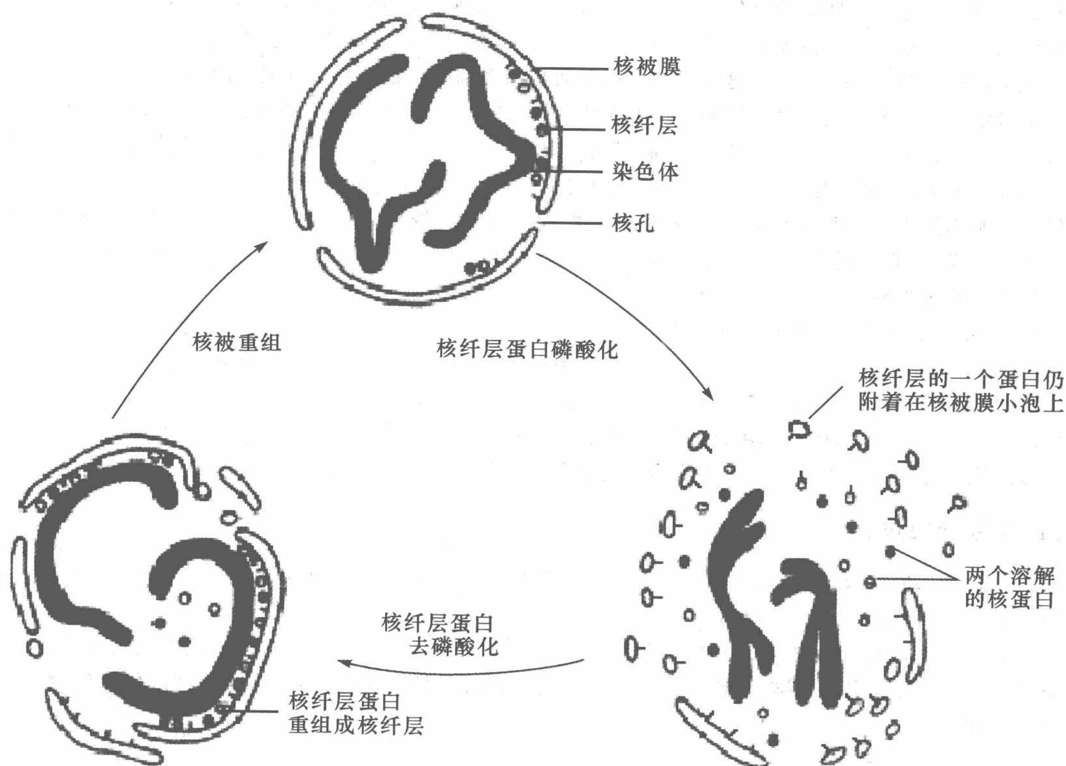
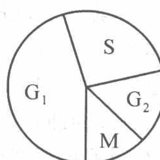


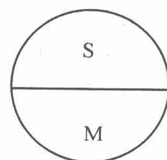
图 5-9　有丝分裂时核被膜的解体与再生

期和 G_2 期非常短，以至于认为只有 S 期和 M 期(图 5-10)。

2. 甲藻的细胞周期　甲藻是真核生物，但它的染色体不含或很少含组蛋白，染色体在细胞间期不消失，这在真核生物中是很特殊的。甲藻分裂时，核膜不解体，染色体在前期就复制为二，核膜从一端下凹而成多个小管，直通核的另一端。每一小管中有微管束，微管束的两端游离于细胞质中。未见中心粒。核向两端延长，染色体分别附着在核膜上，并随着核膜的延伸而分别移向两极。微管束消失，核从赤道板处横断为二(图 5-11)。



体细胞标准细
胞周期24小时



早期胚胎细
胞周期8小时

图 5-10　非洲爪蟾体细胞周期和早期胚胎细胞周期比较

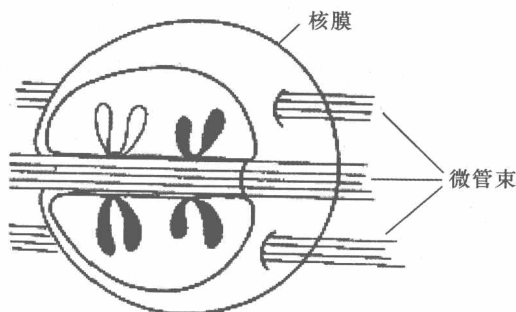


图 5-11　甲藻细胞分裂

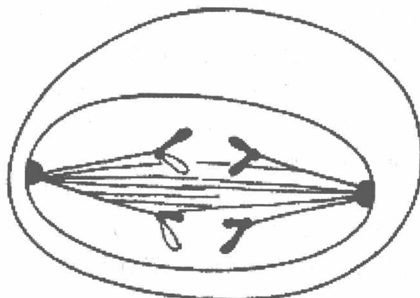


图 5-12　硅藻细胞有丝分裂

在染色体的分离过程中，甲藻的核膜有类似于原核细胞质膜的作用，因此有些学者称甲藻为间核生物，即介于原核生物和真核生物之间。

3. 硅藻的有丝分裂　硅藻的核分裂也是在核内进行的，核膜也不消失。但微管束在核内产生。硅藻微管束(极微管)的两端附着在核膜上，这里可能相当于微管组织中心。在硅藻，染色体上的动粒与微管相连，由微管牵引而移向两极(图 5-12)。这是不同于甲藻而是和多细胞生物的有丝分裂相同的地方。

4. 酵母细胞的细胞周期　酵母细胞的细胞周期与标准的细胞周期有许多相同之处。首先，酵母细胞周期运转过程也包括 G_1 期、S 期、G_2 期和 M 期等四个时期。更基本的是，酵母细胞周期调控过程与标准的细胞周期非常相似，许多参与调控细胞周期的基因与高等生物也基本相同。

酵母细胞周期也有其明显的特点：①酵母细胞周期持续时间较短，大约为 90min。②和许多其他单细胞真核生物一样，细胞分裂过程属于封闭式，即在细胞分裂时细胞核膜不解聚。③与细胞核分裂直接相关的纺锤体不是在细胞质中，而是位于细胞核内。

总之，细胞分裂似乎有一个进化的过程。原核细胞的分裂是无丝分裂。真核细胞有了核膜和微管系统，染色体不再依靠细胞膜的延长，而是靠微管的牵引而分开。但是甲藻和硅藻等真核细胞，细胞分裂时核膜不消失，两组染色体可能不靠微管系统，而仍是要附着在核膜上，靠核膜的延长而彼此分开的。所以在这里，核膜起了原核细胞细胞膜的作用，而微管系统虽已发生，似乎还没有明显的牵引染色体的功能。

真核细胞的分裂大多数是按标准细胞周期的过程进行的，但是变异是很多的，不一一详述了。

五、减数分裂过程

减数分裂是一种特殊的有丝分裂方式，它的主要特点是：细胞仅进行一次 DNA 复制，随后连续进行两次分裂，结果子细胞核中的 DNA 数目减半。两次分裂分别称为减数分裂Ⅰ和减数分裂Ⅱ。在两次分裂之间有的没有明显的间期，有的有一个短暂的分裂间期，但不进行 DNA 复制。能进行有性生殖的生物，在其生活史中一定存在减数分裂。减数分裂是生物有性生殖的基础，是生物遗传与变异、生物进化和生物多样性的重要基础。

(一)减数分裂过程

1. 减数分裂Ⅰ　减数分裂Ⅰ与体细胞有丝分裂有许多相似之处，其过程也可以人为划分为前期Ⅰ、前中期Ⅰ、中期Ⅰ、后期Ⅰ、末期Ⅰ和胞质分裂Ⅰ等阶段。但减数分裂期Ⅰ又有其明显的特点，其主要表现在：分裂前期的同源染色体配对和同源染色体之间的交叉互换，中期的同源染色体列队，后期的同源染色体之间的分离和非同源染色体之间的自由组合。

(1)前期Ⅰ　前期Ⅰ持续时间较长，例如男人精子发生过程中减数分裂前期Ⅰ约持续二十几天；女人降生时产生卵子的细胞(初级卵母细胞)就已进入前期Ⅰ(双线期)，以后停止发育，一直到性成熟时(约 14 岁)才开始依次地完成减数分裂，实现逐月排卵。前期Ⅰ最主要的变化是同源染色体配对和同源染色体的非姊妹染色单体之间交叉互换，合成一定量的 RNA 和蛋白质。

根据细胞形态变化，又可以将前期Ⅰ人为地划分为细线期、偶线期、粗线期、双线期和终变期等五个阶段。

①细线期　首先发生染色体凝集，染色质纤维逐渐折叠、螺旋化、变短变粗，包装成在显微镜下可以看到的细纤维样染色体结构。细线期与有丝分裂前期起始阶段也有着明显的不同：首先，在细线期染色质虽然发生凝集，但两条染色单体的臂并不分离，在显微镜下看不到双线样染色体结构，而是呈细的单线状。有人认为，将两条染色单体紧密联系在一起的一种因素可能是在减数分裂前 S 期未被复制的 DNA 片段，如图 5-14 所示。其次，明显不同是在细纤维样染色体上，出现一系列大小不同的颗粒状结构，称为染色粒(其实是染色质组分)。第三，染色体端粒通过接触斑与核膜相连。此期核的体积增大，核仁也较大，推测与 RNA、蛋白质合成有关。

②偶线期　又称配对期，主要发生同源染色体联会和合成在 S 期尚未合成的约 0.3% 的 DNA 片段(偶线期 DNA，即 Z-DNA，图 5-13)。

同源染色体沿其长轴、以侧面相互紧密相贴进行配对，配对的过程称为联会。联会是专一性的，只能发生在同源染色体之间。配对后两条同源染色体紧密结合在一起所形成的复合结构，称为二价体。由于完成了 S 期尚未合成的约 0.3% DNA 片段的复制，使每条染色体的两条单体的臂相互分开，这样每个二价体在显微镜下可以看到 4 条染色单体，因而又称为四分体。联会多由同源染色体的核膜一端开始，进而像拉链一样迅速扩展到整个染色体所有的同源片段，并形成联会丝复合体(SC，图 5-14)，其主要成分是蛋白质，形

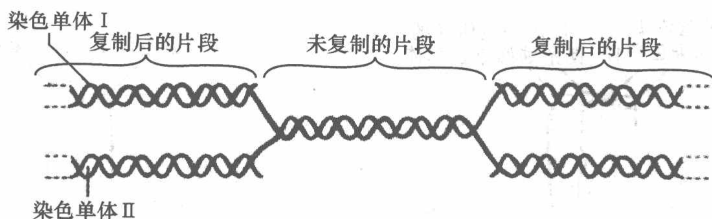


图 5-13　一段等到减数Ⅰ前期才进行复制的 DNA 片段

状像氢键，大概有使两个染色体紧密靠拢的作用。

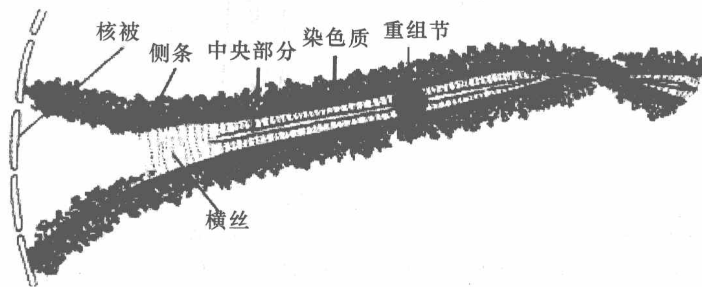


图 5-14　联会丝复合体

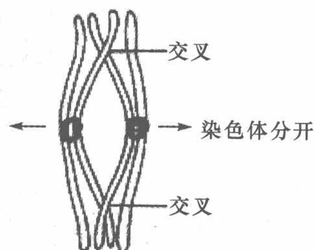


图 5-15　同源染色体相邻两个非姐妹染色单体之间交叉

③粗线期　又称重组期，同源染色体的非姊妹染色单体之间开始发生局部的交换，实现了遗传物质的重组。重组期在联会丝复合体的梯状结构中间出现棒状、球形或椭球形的重组节，它是一种含有多种酶的“重组机器”，实现交叉互换。交换的数目可多可少，一般来说，染色体越长，交换数目会更多，在每个染色体臂上至少会发生一处交换，如图 5-15 所示。一对同源染色体在两对非姊妹染色单体之间也可能同时分别发生交换，因为实际的联会正是如图 5-16(A)所示的那样，但交叉互换的位置不一定相同。重组过程发生了 DNA 链的断裂、交换，最后达到 DNA 的重组，期间所需要的酶有 DNA 内切酶、外切酶、聚合酶、解旋酶、连接酶等。

粗线期可检测出 rDNA 和特异组蛋白的合成，前者形成 rDNA 的多拷贝以进行活跃的 rRNA 合成，后者可能与重组机制有关。

细线期和偶线期一般持续几小时，而粗线期要持续几天或几周，甚至几月或更长。

④双线期　此期的主要特点有三：第一是联会丝复合体消失，染色体与核膜脱离接触，染色体去凝聚，形成多个核仁并进行 RNA 和蛋白质活跃的合成。第二是二价体的 2 条同源染色体开始相互分开，但分开不完全，可见非姊妹染色单体之间的交叉结，交叉结的出现是发生过交换的有形结果。第三是此期持续时间很长，几周、几月甚至几年。如人卵母细胞的双线期就可持续 50 年之久。

⑤终变期　又称再凝集期，染色体再凝集并成短棒状，核仁消失，核酸和蛋白质合成结束。

(2)前中期Ⅰ　核膜开始解体，进行纺锤体装配。

(3)中期Ⅰ　纺锤体微管侵入核区，捕获分散于核中的四分体，具体方式见图 5-16。四分体逐渐向赤道方向移动，最终排列在赤道板上。至于一个四分体的两个同源染色体排靠在哪一极则是随机的。

(4)后期Ⅰ　同源染色体相互分离并移向两极，标志着后期Ⅰ的开始。其结果是到达每一极的染色体的数量为细胞内染色体总数量的一半(即一个染色体组)。由于各四分体之间同源染色体在中期排靠在哪一极是随机发生的，因而每个染色体最终移向哪一极则是一个随机的过程，以至于到达两极的染色体会出现多种组合方式。

(5)末期Ⅰ　包括胞质分裂Ⅰ和减数分裂间期。经过后期Ⅰ后，细胞进一步的变化主要有两种类型：第一种类型的细胞与有丝分裂的末期变化相同。但末期结束后进入的间期持续的时间一般较短，有的仅作短暂停留，并且不再进行 DNA 的复制，也没有 G_1、S、G_2 期之分。

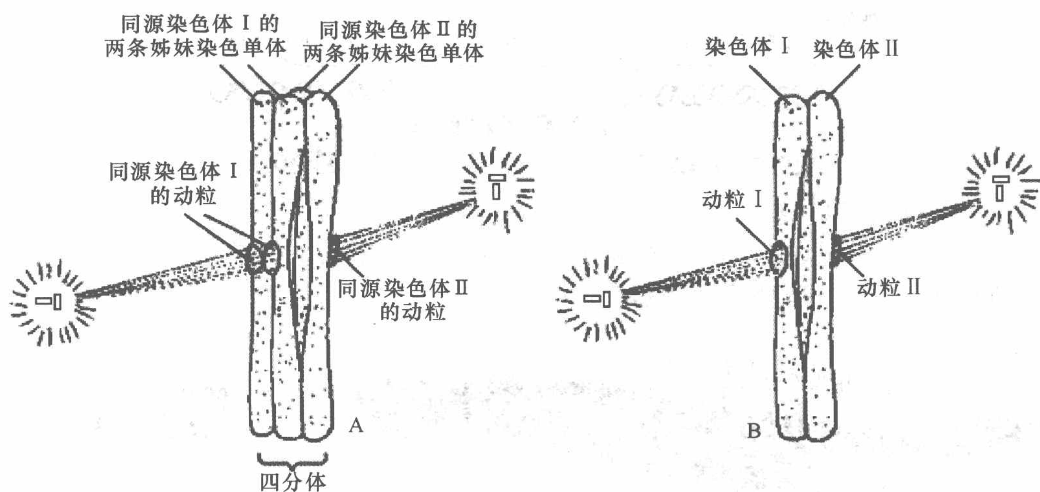


图 5-16　减数分裂中期Ⅰ(A)与中期Ⅱ(B)动粒与纺锤体的联系示意图

中期Ⅰ：四分体中一个染色体的两个动粒位于同一侧，只与从同一极发出的纺锤体微管相联结；

中期Ⅱ：与一般有丝分裂中期相似，每一个染色体的两个动粒位于染色体的两侧，分别与两极发出的纺锤体微管相联结

第二种类型的细胞进入末期后，不是完全回复到间期阶段，而是立即进行第二次减数分裂，如图 5-17 所示。

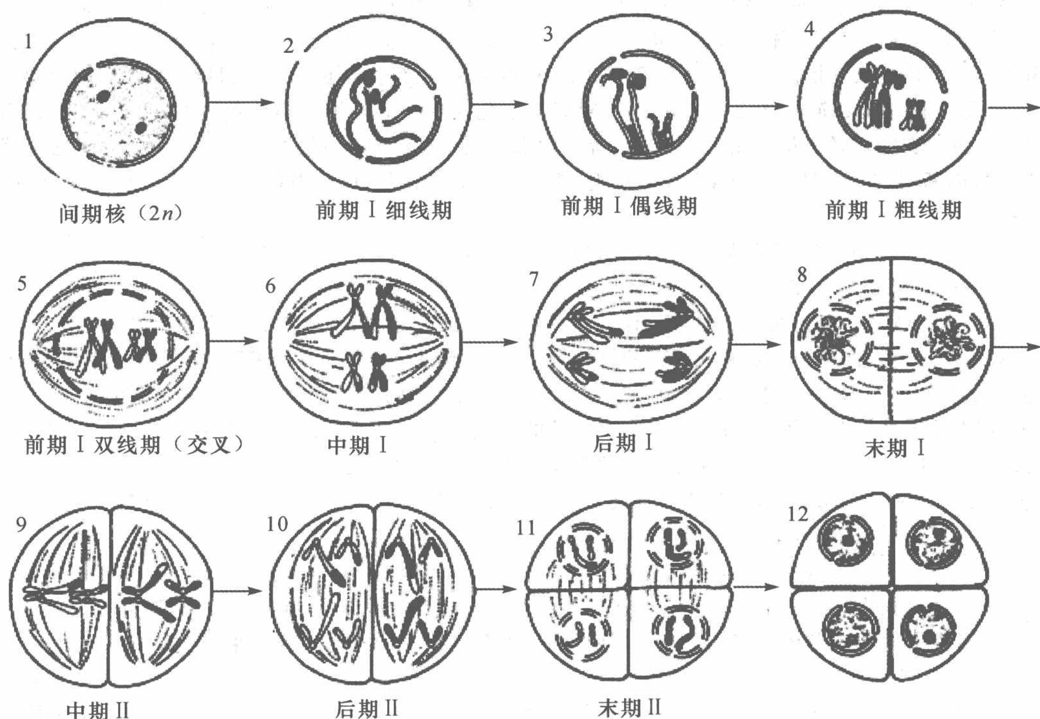


图 5-17　减数分裂过程($2n=4$)

2. 减数分裂Ⅱ　第二次减数分裂过程与有丝分裂过程非常相似，即经过分裂前期Ⅱ、中期Ⅱ、后期Ⅱ、末期Ⅱ和胞质分裂Ⅱ等几个阶段。每个阶段中细胞形态变化也与有丝分裂过程相似。对于上述第二种类型，染色体到达两极后，减数分裂Ⅰ的纺锤体去装配，两极的中心粒和星体在此时一分为二，重新装配成两个纺锤体，此后的发展则与一般有丝分裂相似。

经过第二次减数分裂，共形成4个子细胞。但它们以后的命运随生物种类不同而不同。在雄性动物，4个子细胞大小相似，称为精子细胞，将进一步发育成为4个精子。在雌性动物，第一次分裂为不等胞质分裂，即第一次分裂后产生一个大的次级卵母细胞和一个小的极体，称为第一极体。第一极体将很快死亡解体，有时也会进一步分裂为两个第二极体。次级卵母细胞将继续进行第二次减数分裂，也为不等胞质分裂，其结果是产生一个卵细胞和一个第二极体。第二极体也没有功能，很快解体。因此，雌性动物减数分裂仅形成一个有功能的卵细胞。高等植物减数分裂与动物减数分裂类似，即雄性产生4个有功能活性的小孢子，而雌性仅产生一个有功能活性的大孢子(即单核胚囊细胞)。

(二)减数分裂和有丝分裂的比较

第一，有丝分裂是DNA复制一次，细胞分裂一次，产品是2个与母细胞染色体倍数相同的细胞；减数分裂是DNA复制一次，细胞分裂2次，产品是4个单倍体细胞。

第二，倍性的改变来自染色体的特殊行为。有丝分裂时，同源染色体单独行为，没有联会；每一染色体复制为二，分别分配到2个子细胞中，每一子细胞得到和亲本同样的一组染色体。减数分裂有“联会”，即每一染色体复制成2个染色单体，不分开，同源染色体配对而成四分体，然后经过交叉、重组等过程，2个同源染色体(各含2个紧密靠拢的染色单体)分别移向2个子细胞，结果2个子细胞各只含有每对同源染色体中的一个染色体，所以是单倍性的。

(三)减数分裂发生的时间(图5-18)

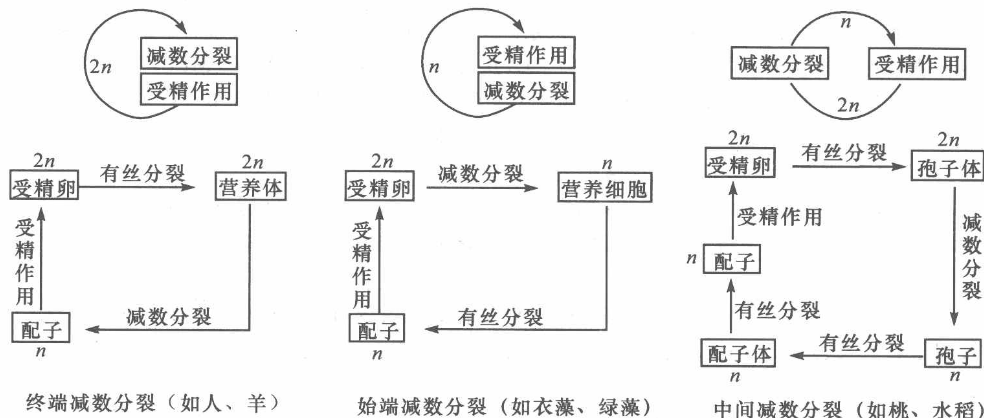


图5-18　减数分裂发生的时间

1. 终端减数分裂　又称配子减数分裂。如各种动物和人的受精卵为二倍体($2n$)，通过有丝分裂和细胞分化而发育成二倍体的动物体($2n$)，再由动物体的二倍体性原母细胞(精原细胞和卵原细胞)经减数分裂产生单倍性的配子(n)，配子结合又成受精卵。这种类型，即二倍体受精卵先发育成二倍体的动物体(营养体)，然后进行减数分裂而产生配子，称为终端减数分裂。这种生活史中只有1种生物体，即二倍体。

2. 始端减数分裂　又称合子减数分裂。如衣藻、水绵和轮藻等，受精卵(合子)不发育成二倍体的营养体，而直接减数分裂成为单倍体的营养细胞或营养体(n)。营养细胞进行有丝分裂而成单倍体的配子，配子结合又成合子($2n$)。这种类型，即二倍体合子不进行有丝分裂，而直接进行减数分裂，称为始端减数分裂。这种生活史中只有1种生物体，即单倍体。

3. 中间减数分裂　又称居间减数分裂或孢子减数分裂。如藻类中的石纯和海带，以及各种高等植物减数分裂介于前两者之间。它们的合子经过有丝分裂而成二倍体的孢子体植物。日常所见花草树木都是二倍体的孢子体。孢子体发育到一定阶段产生孢子母细胞并进行减数分裂产生单倍体孢子，再经有丝分裂形成配子体植物，即成熟花粉粒或胚囊(n)。配子体植物产生单倍体配子，配子的融合又形成合子。这种类型，即减数分裂发生在二倍体的孢子世代植物体，但减数分裂的产物又发育成另一代植物体，即单倍体的配子世代植物体，称为中间减数分裂。

(四)减数分裂丰富基因组合

1. 减数分裂(Ⅰ)实现了非同源染色体之间的基因重组

高等植物和动物多半是由受精卵发育而来的，受精卵含有父本和母本的2组染色体。减数分裂时，各对同源染色体中的2个染色体都是随机地分配到2个子细胞中去的，因而减数分裂产生的配子的染色体组合是多种多样的。核基因位于染色体上，因此配子的基因组合也是多种多样的。人有23对同源染色体（$n=23$），人的精子就会有$2^{23}=8388608$种染色体组合，人的卵子也有同样数目的染色体组合。

2. 四分体时期实现了同源染色体的两条非姊妹染色单体之间的基因重组

上述没有考虑同源染色体之间的交换，如果要考虑，基因组合的种类就远不止上述数字。配子变异多，后代的变异自然也多，这就为自然选择提供了丰富的材料，有利于生物的进化和对环境的适应。

六、细胞增殖的调控

如前所述，生物体的细胞有的是周期细胞，有的是G_0期细胞，还有终末细胞。这说明细胞分裂这一复杂工程必然受控于一定的调节机制。有了这种调节机制，生物体才能有序地分裂分化。参与细胞增殖调控的因素可分为细胞内在因素和细胞外在因素。

（一）细胞内在因素

细胞内在因素主要有cdc基因的有序表达所编码的各种蛋白质的作用、原癌基因和抑癌基因、生长因子及受体等因素。

S期细胞与G_1期细胞融合，能促进G_1期细胞迅速进行DNA复制，这说明S期细胞中含有促进G_1期细胞进行DNA复制的起始因子。但这种起始因子却不能促进G_2期细胞的DNA复制。

有丝分裂期细胞与间期细胞融合后，会使间期细胞产生形态各异的染色质凝集。这一现象表明，分裂期细胞中可能存在某种诱导染色质发生凝集的因子，这种因子称为促成熟因子（MPF）。MPF由催化亚单位和调节亚单位组成。催化亚单位是由cdc2基因编码的一类蛋白质，只有与调节亚单位结合后，才具蛋白激酶活性，促使细胞进入M期。调节亚单位是一类随细胞周期变化而周期性出现或消失的蛋白质，称为细胞周期蛋白，它具有细胞周期特异性和细胞类型特异性。

原癌基因和抑癌基因均是细胞生命活动所必需的基因，其表达产物对细胞增殖和分化起着重要的调控作用。原癌基因非正常表达可导致细胞转化，增殖过程异常，甚至癌变。抑癌基因表达产物对细胞增殖起负性调节作用。

生长因子是一类通过与细胞膜上特异的、高亲和性的受体结合，最终刺激细胞增殖的多肽类物质。环境中生长因子数量及种类的变化，细胞膜上受体的变化，直接影响到细胞增殖。

（二）细胞外在因素

细胞外在因素如电离辐射、化学物质、病毒感染、温度变化、pH变化等都可能对细胞增殖起调控的作用。如鸡生下的蛋会暂停发育，当有母鸡孵卵时又会恢复分裂和分化。

第二节　细胞生长与分化

一、细胞生长

每一种生物有机体的生长和发育都是以细胞的生长和增殖为条件的。但是，生物体的大小主要是由构成它的细胞数目来决定的，而不是由各个细胞的体积决定的。因为细胞的生长是有极限的，当生长达到极限之后，便分裂成两个小细胞；如此形成的两个细胞生长达到它们的极限体积时，再度分裂产生四个细胞。如此进行下去，生物的躯体也就不断增大。

细胞的生长可以表现在体积的增加，但是体积只是测量细胞生长的一个方面，而且并非始终是最精确的。例如许多植物细胞可以由于吸水而使体积增大，而不是由于真正的生长。只有当细胞内部浓度维持恒定时，体积的改变才具有意义。因此，细胞生长最重要的表现是新细胞物质的合成和积累，这可以由总干物质量的测量来决定。

在整个细胞周期中，G_1、S和G_2期是细胞生长的时期。这时细胞的合成代谢加强，体积增大，当细胞进入分裂时（至少在有丝分裂细胞中），其生长速度急剧下降，随着细胞分裂的完成，生长速度又迅速上升。

二、细胞分化

细胞分化是多细胞有机体发育的基本核心。细胞分化过程也常常伴随着细胞增殖与细胞凋亡，分化细胞的最终归宿往往是细胞的衰老和死亡。细胞癌变是细胞分化领域中的一个特殊问题，因为肿瘤细胞可以看做是正常细胞分化机制失控的细胞，成为不衰老的永生细胞，丧失分化细胞的正常生理功能，形态上趋于一致，表现出某些未分化细胞的特征。

（一）细胞分化的基本概念

1. 细胞分化的概念及其特点　在多细胞的生物个体发育中，同一来源的细胞逐渐发生各自特有的形态结构、生理功能和生化特征的稳定性差异的过程，称为细胞分化。

细胞分化具有持久性、稳定性和不可逆性的特点。一个细胞从产生到衰老甚至死亡的整个生命历程中都处于分化之中。一个具体的终端细胞的分化总是朝着某一特定的方向进行的；换句话说就是，一个朝着脑细胞分化的细胞，分化到一定程度不会转向心肌细胞的方向分化。

2. 单细胞有机体的细胞分化　单细胞生物甚至原核生物也存在细胞分化问题。如枯草杆菌能形成芽孢，啤酒酵母单倍体孢子的形成及萌发形成的 α 和 β 两种交配型。然而与多细胞有机体细胞分化的不同之处是：前者多为适应不同的生活环境；而后者则通过细胞分化构建执行不同功能的组织与器官，以提高整个机体的生存能力。

3. 转分化与再生　一种类型的分化细胞转变成另一类型的分化细胞的现象称为转分化，如水母横纹肌细胞经转分化可形成神经细胞、平滑肌细胞等。

转分化往往经历去分化和再分化的过程。去分化又称脱分化，是指已分化的细胞失去其特有的结构和功能，变成具有未分化前的原始特征的过程。一般来说，只有离体的细胞才有可能脱分化。如胡萝卜块根的一些薄壁细胞在一定条件下形成未分化细胞群的细胞团——愈伤组织，即去分化现象，并进一步分裂分化形成一棵植株。在自然情况下，生物体内的细胞分化一般是不可逆的；并且，分化程度越高的细胞，脱分化的可能性越小。在植物体的次生生长过程中，次生分生组织却是由已分化的薄壁细胞脱分化形成的。

生物界普遍存在再生现象。广义的再生包括分子水平、细胞水平、组织与器官水平及整体水平的再生。但一般的再生是指生物体缺失一部分后发生重建的过程。再生又可分为生理性再生和补偿性再生。前者如人皮肤角质层脱落由生发层产生补充；后者如肝脏切除一部分后会重新生成。一般来说植物比动物的再生能力强，低等动物比高等动物的再生能力强，再生能力通常随个体年龄增大而下降。从水螅中部切下占总长 5% 的部分，便可长成完整的水螅；而两栖类却只能再生出断肢；人和其他高等动物只具有组织水平（除肝脏外）的再生能力。再生现象又从另一个侧面反映了细胞的全能性。

（二）细胞分化的分子机制

1. 组织特异性基因和管家基因　分化细胞的基因组中所表达的基因大致可分为管家基因和组织特异性基因（又称奢侈基因）。前者是指所有细胞中均要表达的一类基因，其控制合成的蛋白质是对维持细胞基本生命活动所必需的，如微管蛋白基因和糖酵解酶系基因等，所以每一个细胞的管家基因都是必须表达的；后者是指不同的细胞类型进行特异性表达的基因，其控制合成的蛋白质赋予各种类型细胞特异的形态结构特征与特异的生理功能，如胰岛素基因、生长激素基因等，所以每一个细胞的组织特异性基因都是有选择性表达的。

2. 细胞分化是组织特异性基因在时间和空间上选择性表达的结果　细胞分化的关键在于特异性蛋白质的合成，而特异性蛋白质合成的实质在于组织特异性基因在时间和空间上的差异表达。这种差异涉及基因转录水平、蛋白质的翻译和加工与修饰水平上的复杂而严格的调控过程。

早期人们推测细胞分化是由于细胞在发育过程中遗传物质的选择性丢失所致，现代分子生物学的证据表明：细胞分化是由于基因选择性地表达各自特有的专一性蛋白质，从而导致细胞形态、结构和功能的差异。在胚胎发育过程中，一些外胚层细胞分裂分化成神经细胞，而另一些外胚层细胞却分裂分化成皮肤的表皮细胞，这是基因在空间上有选择性表达的结果。一个细胞的不断发育、成熟、衰老甚至死亡，是由于这个细胞的基因在时间上有选择性表达的结果。

3. 组合调控引发组织特异性基因的表达　人体至少有 200 多种不同类型的细胞，如果每种类型的细胞分化都需要一种基因表达调控蛋白的话，那么至少需要 200 种以上的调控蛋白。然而，实际上是有限的少

量调控蛋白启动为数众多的特异细胞类型的分化。其机制是组合调控的方式，即每种类型的细胞分化是由多种调控蛋白共同调控完成的。这样，如果有 n 种调控蛋白，则其调控的组合在理论上就可以启动分化的细胞类型为 2^n（"2"指某一调控蛋白"参与"还是"不参与"两种可能）。

通过组合调控的方式启动组织特异性基因的选择性表达是细胞分化的基本机制。

（三）影响细胞分化的因素

1.细胞的全能性　具有一个或一个以上基因组的细胞具有发育成完整个体的潜能，称为细胞的全能性。受精卵的全能性最容易表达，卵细胞的全能性较容易表达，胚性细胞次之，高度分化的细胞全能性不容易表达，并且分化程度越高的细胞全能性越不容易表达。植物的薄壁细胞的全能性比动物体细胞更容易表达。在目前的技术条件下，离体的植物细胞可以培养出植株来，而动物体细胞则培养不出一只动物来。细胞具有全能性的原因是由于细胞核中的一个或一个以上的基因组具有控制一个生物个体一切生命活动的一整套遗传信息。

2.干细胞　干细胞(SC)是一类具有自我更新能力的多潜能细胞，在一定条件下，它可以分化成多种的功能细胞。干细胞可分为胚胎干细胞和成体干细胞。也可分为全能干细胞、多能干细胞和单能干细胞。胚胎干细胞的增殖和分化是动物胚胎发育的基础；成体干细胞的进一步分裂和分化则是动物胚后发育个体（即成体）内组织和器官生长发育、细胞更新、修复再生的基础。

在动物的个体发育过程中，卵、受精卵和早期胚胎细胞都是全能干细胞，具有发育成一个完整生物个体的潜能。随着生物个体的发育，囊胚细胞及原肠胚细胞等，虽然具有分化出多种组织的潜能，但却不能发育成完整个体，这类细胞称为多能干细胞。如人的骨髓造血干细胞只能分裂分化成至少 12 种血细胞，但不能分化出造血系统以外的其他细胞。在动物成体中，仍存在着保持增殖能力的细胞，它们产生的细胞后代只分化出一种细胞，这类细胞称为单能干细胞或专能干细胞。如人的皮肤生发层细胞分裂并分化成的只是皮肤表皮细胞。由此可见，动物体中随着细胞分化程度的提高，细胞分化潜能越来越窄，但它们的细胞核仍保持着原有的全部遗传物质，具有全能性。

成体干细胞是一类成熟较慢但能自我维持增殖的未分化的细胞，这种细胞存在于各种组织的特定位置上，一旦需要，这些细胞便可按发育途径，先进行细胞分裂，然后经过分化产生出另外一群具有有限分裂能力的细胞群。这类干细胞类型很多，如造血干细胞、成骨干细胞、肌干细胞、神经干细胞、视网膜干细胞，等等。肌干细胞可发育成成肌细胞，后者可互相融合成为多核的肌纤维，形成骨骼肌最基本的结构。近年来的一些研究表明，成年哺乳动物的脑组织仍可不断产生新的神经元，成人脑组织中同样存在神经干细胞。

干细胞具有 3 个显著的特点：①干细胞本身不是终端分化细胞；②干细胞能无限地分裂；③干细胞分裂产生的子细胞要么保持亲代特征，要么不可逆地向终端分化。从功能上讲，干细胞不是执行已分化细胞的功能，而是产生具有分化能力的细胞。具有增殖和自我更新能力以及在适当条件下表现出一定的分化潜能是干细胞最基本的特点。

近年来，在体外由胚胎干细胞诱导分化成造血细胞、神经细胞、肌细胞等一系列的研究成果，在细胞治疗及用于组织和器官移植的组织工程的研究和实践中具有重要意义。

3.影响细胞分化的因素　调控蛋白的组合启动组织特异性基因的选择性表达是影响细胞分化的主要的直接原因。一般来说，这种影响主要受胞外信号系统的调控，而胞外信号甚至细胞微环境的调控又是通过细胞自身的因素如胞内因素、细胞位置等起作用的。

(1)胞内因素的作用

①细胞质在细胞分化中的决定作用　受精卵卵裂过程的每次分裂，核物质都均匀地分配到子细胞中；但由于受精卵细胞质中物质的分布是不均匀的，因此胞质分裂时，细胞质物质在各子细胞的不均等分配在一定程度上决定了细胞的早期分化。有人将培养的爪蟾肾细胞核注入蝾螈的卵母细胞内，分析蛋白质的合成情况，发现原来肾细胞中表达的基因此时不表达了，而原来不表达的基因这时却被激活了。另外，羊的乳腺细胞的全能性是很不容易表达的，但将乳腺细胞的核移植到去核的卵细胞中，却培养出克隆羊"多莉"来了。可见，细胞质中含有某些物质，对基因的表达有调节作用。

②细胞核在细胞分化中的作用　细胞核是真核细胞遗传信息的贮存场所，控制着细胞的遗传和代谢活动，细胞分化的方向终究还是由细胞核中的遗传物质所控制。在细胞分化过程中，细胞核控制着细胞质的生理代谢活动，而细胞质对细胞核的组织特异性基因的选择性表达又具调节作用。

此外，有些生物的细胞分化还与染色质变化、基因重排有密切关系。一百多年前人们就发现仅有1对或2对染色体的马蛔虫在卵裂过程中，染色体出现了消减现象；追踪到32个细胞的分裂球阶段，发现除一个细胞保留正常的染色体外（将分化成生殖细胞），其余将分化成体细胞的31个细胞中都出现了染色体的丢失。抗体是由浆细胞分泌的，在B淋巴细胞分化成浆细胞的过程中，B淋巴细胞中的DNA经过了基因片段的断裂丢失或重排的复杂变化。

(2)胞外因素的作用

①细胞间相互作用与位置效应　细胞对邻近细胞的形态发生（即分化）产生影响，并决定其分化方向的作用称为胚胎诱导。在胚胎研究中已经发现，胚胎诱导在胚胎发育过程中对细胞分化和器官建成有重要的影响。例如，将鸡胚的腿部真皮（来源于中胚层）分离并移植到足部的表皮下面，结果足的这块表皮产生出腿部的羽毛而不是产生鳞片。现在发现，成体内也存在类似于胚胎诱导的现象。

细胞所处的位置不同对细胞分化的命运也有影响。实验证明，改变细胞所处的位置可导致细胞分化方向的改变，这种现象称位置效应。例如，发育3、4天的鸡胚，将腿芽移植到切去翅芽的部位，结果这个腿芽发育成的是翅而不是腿，这表明腿芽细胞在鸡胚发育的前4天就已经接受了位置信息的指令。

②细胞信号分子对细胞分化的影响　组合调控的过程主要受细胞信号转导系统的调控。信号分子可归为2大类：激素类和旁泌素。在多细胞个体发育过程中，激素作用于靶细胞，从而引发和促进靶细胞按预定分化程度进行分化。譬如，雄性激素能促进雄性生殖器官的发育和精子的产生，能激发并维持雄性第二性征。旁泌素又称细胞生长分化因子，其特点是细胞分泌的信号分子只作用于周围的细胞，因此称为旁泌素，其作用机理目前尚不清楚。如上面所述的鸡胚腿部真皮细胞就能产生一种旁泌素影响表皮的发育。

③环境温度、日照等因素的影响　冬性作物花芽分化需要一定时期的低温作用，即春化作用；很多植物的花芽分化需要特定日照的诱导，叶肉细胞的分化需要可见光的作用。有些动物的性别分化（具体见第十八章第二节“性别决定”）和性发育也需要特定的温度和日照等因素的作用，如日照长度能影响多种鸟类的性发育和生殖。

胞外因素对细胞分化可产生影响，并进而影响到生物的个体发育。但是，这些影响因素又都是通过细胞自身的遗传机构发挥作用的。因此说，个体发育中的细胞分化的基础是建立在细胞的内部，而外部因素只是条件。

一般情况下，细胞分化不涉及染色质DNA的改变，但在100多年前就有人发现马蛔虫在卵裂过程中，体细胞中的染色体都出现部分丢失，没有染色体丢失的细胞将发育成生殖细胞。

第三节　细胞的衰老与凋亡

一、细胞的衰老

按照生物学的原理，哺乳动物的寿命是其生长期的5～7倍，人的生长期是用最后一颗牙齿长出来的时间（20～25岁）来计算的，因此人的寿命最短100岁，最长175岁，公认的寿命正常应该是120岁。

老是指年龄超过某一界限，衰是指功能或体力衰退。老与衰往往是连在一起的，但也有未老先衰的事实。科学研究表明，现代人类面临着3种衰老：生理性衰老、病理性衰老和心理性衰老。未老先衰是后两种情况。

细胞衰老反映了机体的衰老，而机体的衰老是以总体的细胞衰老为基础的。对多细胞生物来说，细胞的衰老和死亡与机体的衰老和死亡是两个不同的概念，婴儿体内每天都存在衰老甚至死亡的细胞（如红细胞等），机体的衰老并不等于所有细胞的衰老，但是机体的大多数甚至全部细胞的衰老一定导致机体衰老甚至死亡。细胞的衰老是客观存在，是不可逆转的生命规律。

（一）细胞的寿限

1. Hayflick界限　1961年Hayflick等人的研究表明，细胞，至少是培养的细胞，不是不死的，而是有一定的寿命；它们的增殖能力不是无限的，而是有一定的界限。

Hayflick等人的研究还表明，细胞增殖的能力与供体的年龄和物种的寿命有关。如从胎儿肺得到的成

纤维细胞可在体外培养分裂 50 次，而从成人肺得到的成纤维细胞在体外培养只能分裂 20 次左右。*Galapagos*平均最高寿命最长，达 175 岁，其培养细胞的传代数可达 90～125 次；小鼠平均最高寿命为 3.5 岁，其培养细胞的传代次数仅 14～28 次。胎儿和成人成纤维细胞的分裂次数的不同，表明了细胞衰老的事实。

Hayflick 还设计了巧妙的实验，结果有力地说明，决定细胞衰老的因素在细胞内部而不在细胞外部环境，并且是细胞核而不是细胞质。

2. 细胞的寿限　各类细胞本身的寿命很不一样，一般来说，能够保持分裂能力的细胞是不容易衰老的。分化程度高又不分裂的细胞寿命却是有限的。表 5-2 列出了成年小鼠各类细胞的寿命。

表 5-2　成年小鼠各类细胞的寿命

接近或等于动物整体寿命的细胞	缓慢更新(长于 30 天，短于动物整体平均寿命)的细胞	快速更新(少于 30 天)的细胞
神经元 肾上腺髓质细胞 骨细胞 肌细胞 胃酶原细胞 脂肪细胞 肾髓质细胞	肾上腺皮质细胞 肾皮质细胞 唾液腺细胞 胰脏腺泡细胞及胰岛细胞 胃壁细胞 肝细胞	皮肤表皮细胞 口腔和胃肠道上皮细胞 红细胞和白细胞 角膜上皮细胞

从表 5-2 可以看出，第一类细胞：其寿命接近于动物的整体寿命，如神经元、肌细胞等，一般认为此类细胞在机体出生后，便不再分裂增生，数量也不会增加，只是随着机体的生长而体积可以增大；尔后随机体的衰老，体积又行缩小，甚至死亡。因此细胞的数量也随年龄的增大而逐渐减少。表现为机体失去皮下脂肪、肌肉松弛萎缩、脑功能衰退等。但近几年研究表明，在神经组织中存在干细胞，能分裂分化出神经细胞。第二类细胞：是缓慢更新的细胞，其寿命比机体整体的寿命短，如肝细胞、胃壁细胞等，它们属于 G_0 期细胞。肝细胞通常不分裂，但终生保留分裂能力，例如部分切除肝后，剩余的肝细胞即能行旺盛的同步分裂。第三类细胞：是快速更新的细胞，如皮肤表皮细胞、红细胞和白细胞等寿命很短，更新很快，它们来自于在正常情况下终生保留分裂能力的细胞，如表皮细胞来自于皮肤生发层细胞。机体中这三类细胞的分工合作，组成统一的整体。一般说来，某些细胞的大量死亡不至于使机体死亡，只有当与个体生命休戚相关的细胞如神经细胞、心肌细胞大量死亡时，才造成对生命的威胁。

(二)细胞的寿限和细胞衰老的可能原因

半个世纪以来，科学家们致力于分析研究衰老发生的原因及导致衰老变化的机制，提出了多种理论。如遗传程序论、体细胞突变论、错误成灾论、自由基理论、线粒体损伤论等。近几年又有衰老基因和衰老相关基因的研究报道。但目前还尚未形成一致的论点。

1. 在生物大分子合成中，错误积累或遗传物质损伤，都是由自由基、热量摄取过度等引起的。自由基是指那些在原子核外层轨道上具有不成对电子的原子、分子或原子团，如氯原子（$-Cl$)、氢原子($-H$)、甲基($-CH_3$)、羟基($-OH$)、氨基($-NH_2$)等。当自由基，尤其是氧自由基($-OH$、$-O_2$、$-H_2O_2$)与其他物质相遇时会发生强烈的反应，有强烈的获取电子的倾向而使相应的膜脂、蛋白质或核酸分子损伤，尤其是对大分子中的双键有加成作用。过氧化物酶和过氧化氢酶，以及一些抗氧化剂如维生素 C、维生素 E、β-胡萝卜素、半胱氨酸等都具有减少甚至消除自由基的作用，延长细胞衰老。

2. 受遗传基因控制：①端粒随细胞分裂次数的增加而缩短。②衰老基因位点被激活。③DNA 损伤积累。④rRNA 转录和维持功能的丧失。

(三)衰老细胞结构的变化

1. 细胞核的变化

(1)细胞核膜内折的程度与细胞年龄俱增，最后可能导致核膜的崩解。

(2)随着细胞分裂次数的增加，染色体端粒缩短，这是衰老细胞中最为显著的变化。

(3)染色质固缩化程度明显提高。

2.内质网的变化　衰老细胞中粗面内质网的总量减少。

3.线粒体的变化　细胞中线粒体的数量随细胞年龄的增大而减少，其体积则随年龄增大而增大。

4.致密体的生成　致密体（又称脂褐质、老年色素、血褐质、脂色素、黄色素等）是衰老细胞中常见的一种结构，绝大多数动物细胞在衰老时都会有致密体的积累。致密体由溶酶体或线粒体转化而来。

5.膜系统的变化

（1）年轻的功能健全的细胞膜相是典型的液晶相，这种膜具有一定的流动性，其中的蛋白质分子表现出最大的生物学活性。衰老的或有缺陷的膜通常处于凝胶相或固相，失去了流动性，且膜变为刚性了，这样的膜的选择透过性及其他功能均受到损害。

（2）衰老的细胞间的间隙连接也减少，使细胞间的代谢协作能力减少了。

6.细胞水分减少　细胞到了衰老期，细胞发生水分减少，结果使细胞收缩、体积缩小，失去正常的球形，细胞硬度增加，代谢速度缓慢。细胞内水分减少的原因可能是由于某些因素的影响，使蛋白质失去电荷而相互聚集，结合水减少，不溶性蛋白质增多。

二、细胞凋亡

（一）细胞凋亡的概念及其生物学意义

细胞凋亡是一个主动的由基因决定的自动结束生命的过程。由于细胞凋亡受到严格的由遗传机制决定的程序性调控，所以也常常被称为程序性细胞死亡（PCD）。

2002年的诺贝尔生理学和医学奖授予了在器官发育和程序性细胞死亡研究领域中做出奠基性贡献的3位科学家：英国的Brenner和Sulston、美国的Horvitz。他们的研究认为：程序性细胞死亡是基因调控作用的结果，调控环节包括信号转导、基因表达、蛋白质生物合成和代谢过程等。其中，有的基因表达可促进程序性细胞死亡，而有的基因表达又可抑制程序性细胞死亡。原癌基因、抑癌基因和癌基因也都参与了细胞的程序性死亡过程。

细胞凋亡是生物的生长发育过程中的重要的、不可缺少的方面，它对于多细胞生物个体发育的正常进行，自稳平衡的保持以及抵御外界各种因素的干扰方面都起着非常关键的作用，并与细胞增殖和细胞周期的正负控制一同维持动物机体的细胞总数平衡。通过细胞凋亡，有机体得以清除不再需要的细胞，而不引起炎症反应。在发育过程中，幼体器官的缩小和退化如蝌蚪鳃和尾的消失等，都是通过细胞凋亡来实现的。在成熟个体的组织中，细胞的自然更新，被病原体感染的细胞的清除也是通过PCD来完成的。

（二）细胞凋亡和坏死

细胞凋亡和坏死是细胞死亡的两种截然不同的细胞学现象。细胞凋亡是一种主动的由基因决定的程序性细胞自我破坏的过程，而坏死则是极端的物理、化学因素或严重的病理性刺激引起的细胞损伤和死亡。二者的主要区别是：细胞凋亡过程中，细胞膜反折，包裹断裂的染色质片段或细胞器，然后逐渐分离，形成众多的凋亡小体；凋亡小体膜表面暴露出“将我吃掉”的信号分子而为邻近的细胞所吞噬，整个过程中，细胞膜的整合性保持良好，死亡细胞的内容物不会逸散到胞外环境中去，因而不引发炎症反应，不发烧。相反，在细胞坏死时，细胞膜发生渗漏，细胞内容物，包括膨大和破碎的细胞器以及染色质片段，释放到胞外，导致炎症反应，引起发烧。如图5-19所示。

（三）细胞凋亡与衰老

细胞凋亡与衰老的关系是一个相当复杂的问题，两者既有联系又不相同。有一种颇为流行的观点，认为衰老是由于细胞凋亡的失调引起的。凋亡消除了细胞中误差的积累，从而保证了表型的保真度的维持。凋亡的失调，导致了衰老。事实上，细胞实现凋亡的能力随年龄增长下降，衰老伴随的肿瘤发病率的上升可能是细胞不能实现凋亡引起的，而限制热量（其结果表现为衰老的推迟和寿命的延长）的大鼠，其肝细胞凋亡率比对照组明显上升，而肝癌发生率明显下降。

到目前为止，遗传学的研究不支持细胞凋亡在衰老中的作用，因为对衰老和凋亡遗传基础已进行了充分的研究，但尚未发现相互重叠的基因。

总之，细胞凋亡与衰老的关系是一个复杂的问题，有待于进一步深入的研究。

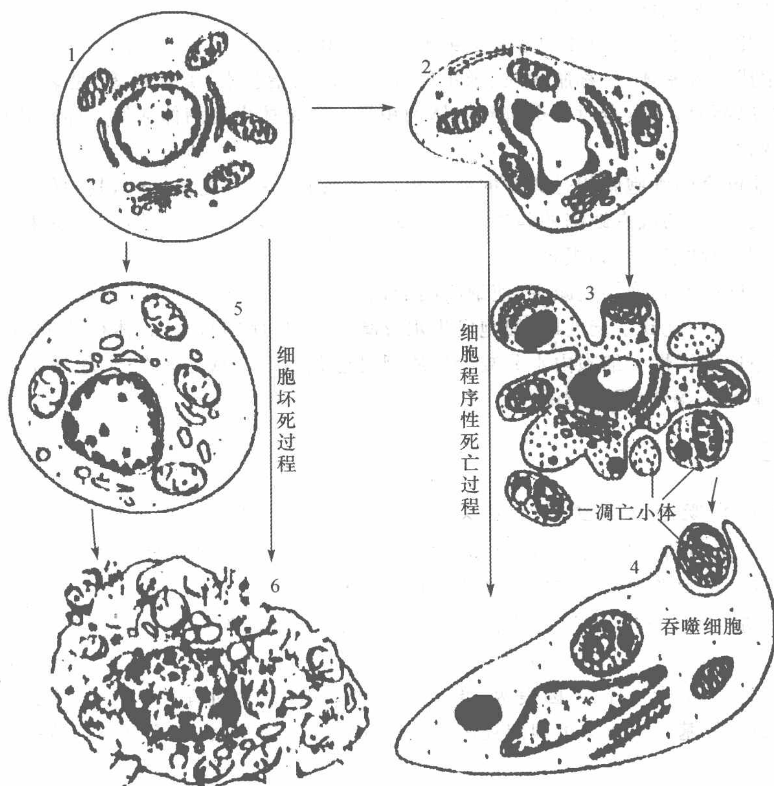


图 5-19　细胞凋亡与坏死过程的比较

1.正常细胞　2.细胞凋亡的起始，染色质固缩、分离并沿核膜分布，细胞质亦发生固缩　3.凋亡中的细胞，细胞膜反折，包围细胞碎片，如染色质片断和细胞器，形成芽状突起，以后逐渐分隔，形成凋亡小体　4.凋亡小体被邻近细胞吞噬，机体不发烧　5.坏死的早期阶段，染色体形成串状片段，细胞器膨胀，线粒体基质呈絮状　6.坏死的最后阶段，细胞膜破裂，细胞解体内容物散逸，被吞噬，会发烧

第四节　细胞癌变

动物体内细胞分裂调节失控而无限增殖的细胞称为肿瘤细胞。具有转移能力的肿瘤称为恶性肿瘤，上皮组织的恶性肿瘤称为癌。目前癌细胞已作为恶性肿瘤细胞的通用名称。

一、癌细胞的基本特征

1.细胞分裂分化失去控制，具有无限增殖的能力　原因主要有：失去了生长的接触抑制；同时自身又能分泌刺激自身增殖的生长因子促进自身分裂；丧失了程序化衰亡机制；失去了间隙连接，使细胞之间在代谢和分裂分化上失去了通讯联系而不能协调。

2.易分散易转移　这是由于癌细胞能合成并分泌一些蛋白酶，降解细胞表面的某些结构，使胞外基质中纤粘连蛋白显著减少，细胞间黏性降低；同时由于高尔基体中缺少了某些糖基转移酶，使膜蛋白合成受阻。癌细胞可以进出毛细胞血管，通过循环系统在体内长距离转移。

3.细胞形态发生显著变化　个体中的所有癌细胞之间的形态特征相近，但与周围正常细胞往往相差很大。这是由于癌细胞的细胞骨架成分减少，而且排布杂乱无章。

4.细胞质膜产生了新的抗原　癌细胞丢失了质膜上的主要组织相容性抗原(MHC)，经修饰膜上的原有抗原而产生了新的质膜抗原，即“MHC－抗原”复合物。

二、原癌基因、抑癌基因和癌基因与细胞癌变

癌症是由携带遗传信息的DNA的病理变化而引起的疾病。正常二倍体细胞中存在多对原癌基因和抑癌基因，正是这些基因表达的精确协调作用才使一个细胞能够进行正常的生长、分裂和分化。这两类基因的异常表达或突变都会导致细胞发生癌变。

细胞增殖受一系列基因表达产物——蛋白质的控制，这些蛋白质分为7种类型(图5-20)：①生长因子；②生长因子受体；③信号转导蛋白；④转录因子；⑤抗凋亡蛋白；⑥细胞周期控制蛋白；⑦DNA修复蛋白。其中前四类蛋白质都是由原癌基因或癌基因控制合成的，但具体的蛋白质种类或数量上有差异；细胞周期控制蛋白则是由抑癌基因编码的。

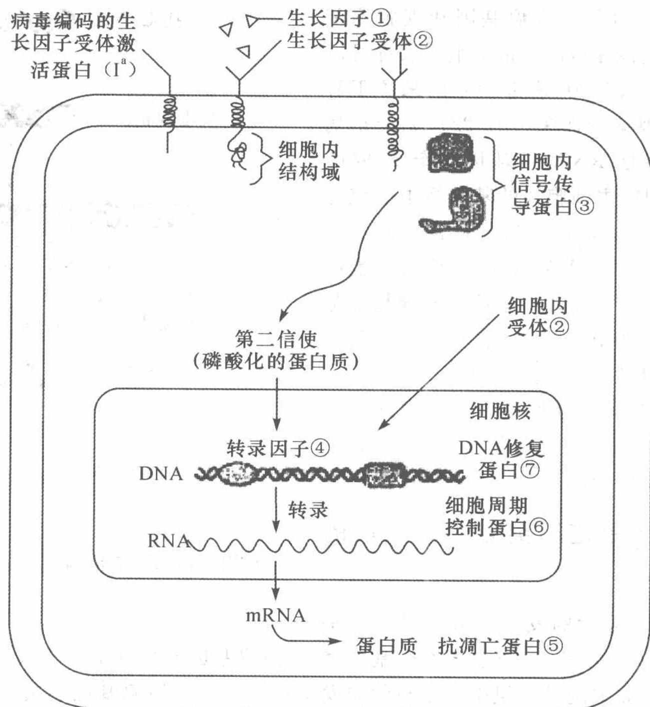


图5-20　参与细胞生长调控的7种类型蛋白质

1. 原癌基因　原癌基因存在于一切正常的细胞中，是具有引起细胞癌变潜能的基因。至今，已认识的原癌基因总数超过100种，并有70多个原癌基因在染色体上定位，但其活动受到严格的精密控制，其适量的编码产物是细胞正常生长、分裂和分化等生命活动所必需的，不会致癌。然而，当原癌基因发生了变化，产生了超量编码产物，即可致癌。原癌基因激活后就成了癌基因，其途径有(图5-21)：①原癌基因突变成癌基因；原癌基因本身都是隐性的，而突变成的癌基因都是显性的；②原癌基因受到了入侵的病毒基因组中的强启动子和强增强子的插入和控制，合成了过多的蛋白质或在不适当的情况下合成蛋白质；③染色体的基因重排(如倒位、易位)改变了原癌基因的启动子等；④原癌基因扩增。原癌基因扩增可转录出过多的mRNA，从而合成了超量的相关蛋白并引起癌变。

2. 抑癌基因　抑癌基因又称肿瘤抑制基因，是细胞中的一类正常的“管家”基因。人类基因组中大概有20多种抑癌基因，是正常细胞增殖过程中的负调控因子，它们编码的蛋白往往在细胞周期的检验点(G_1期晚期，是决定细胞能否进入S期的关键时期)上起阻止周期进程的作用，所以也阻止细胞癌变。在人的二倍体细胞中，每一种抑癌基因都有两个拷贝，只要有一个基因是正常的就能编码具有阻止细胞周期进程作用的细胞周期调控蛋白。因此，同源染色体上的抑癌基因只有成对或多对突变或丢失才可能引起细胞癌变，可见抑癌基因的突变是隐性突变。

3. 癌基因　癌基因就其来源可分为两类：一类是来源于原癌基因的突变，称为细胞癌基因(c-onc)，是原癌基因的等位基因；另一类是病毒癌基因(v-onc)。病毒癌基因有病毒的DNA癌基因，也有反转录病毒

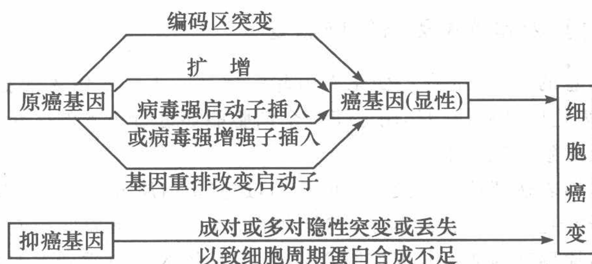


图 5-21　细胞癌变与原癌基因、癌基因和抑癌基因的主要关系图解

的 RNA 癌基因。实验证明，病毒癌基因和细胞癌基因（从癌细胞中提取的癌基因）进入宿主细胞后都可能诱导细胞发生癌变。有人认为，病毒癌基因来源于脊椎动物细胞的原癌基因突变而来（图5-22）。无论是病毒的 DNA 癌基因，还是 RNA 癌基因反转录成的 DNA 片段，都能整合到宿主细胞核的基因组中而成为前病毒，并不断产生相应的蛋白质引起正常细胞发生癌变。目前已发现近百种癌基因，它们所编码的蛋白质类型与原癌基因编码的类同。细胞信号转导是细胞增殖与分化过程的基本调节方式，而信号转导通路中蛋白因子的突变是细胞癌变的主要原因。

实际上，所有的反转录病毒癌基因在正常细胞中都有着其相似的对应物——细胞癌基因，这些细胞癌基因的等位基因即为原癌基因。

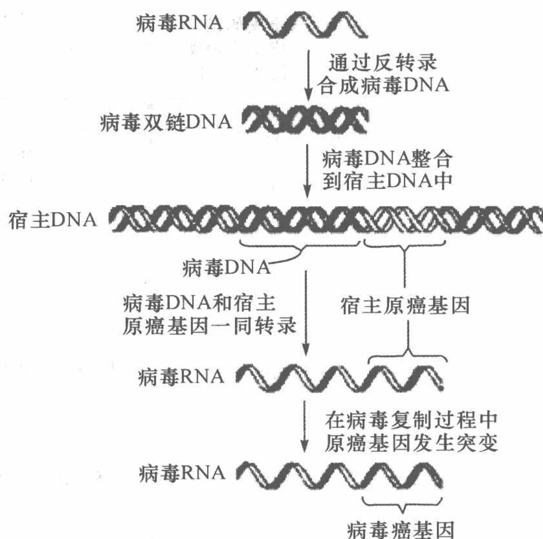


图 5-22　RNA 肿瘤病毒癌基因起源的假说模型

三、肿瘤的发生是基因突变逐渐积累的结果

据大量的病例分析，癌症的发生一般不是单一基因的突变，而是至少在一个细胞中发生 5～6 个基因突变（原癌基因或抑癌基因的丢失或突变），才能赋予癌细胞所具有的特征。因此细胞基因组中产生与肿瘤发生相关的某一原癌基因的突变，并非马上发现癌变，而是继续生长、分裂，直至新的偶发突变的产生。某些在自然选择中具有竞争优势的细胞，再经过类似的过程，逐渐形成具有癌细胞一切特征的恶性肿瘤。如直肠癌发生的病程中开始的突变仅在肠壁形成多个良性肿瘤（息肉），进一步突变才发展为恶性肿瘤，全过程至少需要 10～20 年或更长时间。因此从这一观点上看，癌症是一种典型的老年性疾病，它涉及一系列的原癌基因与肿瘤抑制基因的致癌突变的积累。

在某些癌症病例中，其生殖细胞中原癌基因或抑癌基因发生致癌突变，致使子代体内所有的体细胞的相应基因都已变异。在这种情况下，癌变发生所需要的基因突变数的积累时间就会减少，携带这种基因突变的家族成员更易患癌症。

四、致癌因子

凡能引起细胞发生癌变的因子称为致癌因子。可分为三类，其中化学和物理致癌因子可能是诱发 DNA 分子相关基因的突变而致癌。

1. 化学致癌因子　砷、铬盐等无机合物以及苯、四氯化碳、焦油、黄曲霉素、有机氯杀虫剂等有机物；

2. 物理致癌因子　主要指放射性物质发出的电离辐射、X 射线、紫外线等；

3. 病毒致癌因子　包括 DNA 肿瘤病毒和 RNA 肿瘤病毒。肿瘤病毒中 RNA 癌基因进入寄主细胞后，通过逆转录作用产生 DNA 癌基因，使寄主细胞发生癌变。RNA 肿瘤病毒癌基因可能来源于寄主细胞原癌基因的突变（图 5-21）。据统计，人类癌症患者中约有 15% 是由肿瘤病毒引起的。

第二篇

植物生物学

第六章　生物系统学综述

第一节　生物多样性

一、生物多样性的概念

生物多样性包括多个层次或水平，如基因、细胞、个体、种群、物种、群落、生态系统、景观多样性等。每一层次都具有丰富的变化，即都存在着多样性。其中研究较多、意义较大的主要有4个层次，即遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性。

1.遗传多样性　亦称基因多样性，广义的概念是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和；狭义的概念是指种内个体之间或一个群体内不同个体的遗传变异的总和(陈灵芝，1994)。

2.物种多样性　是指一定地区内物种的多样化；就全球而言，已被定名的生物种类约为140万种(世界资源研究所等，1992)或170万种(Wilson，1985；Tangley，1986；Shen，1987)，但至今对地球上的生物物种数尚未弄清；随着时间的推移，新发现的种还会逐年增加，有人(R. C. Brusca等，1990)估计，有待发现和命名的物种约有2000万～5000万。

3.生态系统多样性　是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化，以及生态系统内的生境差异、生态过程变化的惊人的多样性(McNeely，1990)。

4.景观多样性　是指由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观在空间结构、功能机制和时间动态方面的多样化或变异性(马克平等，1994)。

上述4个层次的多样性有密不可分的内在联系，遗传多样性是物种多样性和生态系统多样性的基础；物种多样性则显示了基因遗传的多样性，物种又是构成生物群落和生态系统的基本单元；生态系统多样性离不开物种多样性，这样，生态系统多样性也就离不开不同物种所具有的遗传多样性(葛颂，洪德元，1994)。

二、生物多样性的意义和面临的威胁

当前生物多样性已成为全球关注的重大问题，因为全球环境的恶化，森林火灾的频频发生，人类掠夺式的采伐和破坏，生物多样性正在以前所未有的速度减少和灭绝。一个物种和基因一旦消失，就不会重新产生，这是由于地球的历史不会重来。1997年全球五大洲均发生了森林火灾，世界自然保护基金会发表的年度报告说，1997年是全球有史以来森林火灾最严重的一年，仅在印度尼西亚和巴西两国，就有500万hm^2的森林被烧毁。1997年12月开始的巴西北部火灾已烧去了该地区12.3%～16.8%的大草原和森林，许多珍贵动物受到威胁。据印度尼西亚官方消息，1998年印尼东加里曼丹省的森林大火烧毁了44.28万公顷林地。环境专家认为，东加里曼丹省的森林火灾对生物造成了重大损失，一些珍稀植物种灭绝，长期栖息在这里的熊、猩猩、野猪、鹿、猴、刺猬、穿山甲和老虎等稀有动物被烧死或逃至异地，昆虫的种类已大为减少等，其情景令人震惊！据估计，由于人类活动引起的物种的人为灭绝比自然灭绝的速度至少大1000倍(Wilson，1988)。

我国地处欧亚大陆东南部，位于北纬4～52°，东经73～135°，约有960万km^2及管辖的海域，其气候多样，地貌类型丰富，我国是世界上生物多样性最丰富的国家之一。此外，我国生物多样性还具有特有性高，珍稀和孑遗植物较多，生物区系起源古老和经济物种很丰富等特点。如我国植物特有的属有：苔藓植物13属，蕨类植物6属，裸子植物10属，被子植物246属(钱迎倩，1998)。著名的孑遗植物有水杉、银杉、银杏等。同样，我国的生物物种也有不少种类处于濒危状态，我国的生态系统有40%处于退化甚至严重退化的

状态，生物生产力水平很低，已经危及社会和经济的发展。为此，加强对生物多样性的研究和保护，是全国人民的紧迫任务，更是生物科学工作者的历史使命。

第二节　生物分类学的发展

随着人们对生物认识的不断增加，同时人类的生存也越来越依赖于其他生物，为了能够更好地认识生物和利用生物资源，在很早以前，人们就开始了对众多生物的归类并不断地进行修改，形成了多种生物分类系统。早期的分类只是根据生物表面上的相似与不同来进行分门别类，即人为分类；以后才出现了力求反映生物进化历程的分类系统。

一、人为分类

16 世纪我国李时珍（1518—1593）在他的《本草纲目》一书中将植物分为五部，即草部、谷部、菜部、果部和木部；将动物也分为五部，即虫部、鳞部、介部、禽部和兽部；人另属一部，即人部。这是早期的一部完整的人为分类的生物分类系统。

人为分类的代表是现代分类学的奠基人、18 世纪瑞典植物学家林奈（Karl von Linné，1707—1778）。欧洲文艺复兴以后，商业贸易发展起来，各国人民交往频繁。人们对植、动物的知识丰富了，系统地整理和对植、动物的统一命名就显得迫切需要了。在这样的历史条件下，林奈于 1735 年出版了“自然系统”这一名著。林奈在前人经验的基础上，建立了新的动、植物的分类系统，并制订了一个统一的生物命名法，即二名法。他的分类系统包括纲（class）、目（order）、属（genus）、种（species）4 个等级。他给每一个生物定一个属名和一个种名。属名加种名就是这个生物的生物学名。狼的属名是 *Canis*，种名是 *lupus*，狼的生物学名便是 *Canis lupus*。属名是名词，第一字母要大写；种名是限制属名的，是形容词，小写；在属名和种名之后还应写上定名者的姓名。狼的生物学名称是林奈定的，因而狼的生物学全名应是 *Canis lupus* Linné。狗和狼很相似，是狼驯化的产物，所以狗的属名仍是 *Canis*，但种名则是 *familiaris*（家养的）。人的学名也是林奈所定，即 *Homo sapiens* L.。sapiens 是聪明之意，故译为智人。“狼”这个名称为我国的“俗名”。学名在出版物上通常应用斜体字排印。

林奈用拉丁文定名，如用希腊文或其他文字，需先把它们拉丁化。这一创举很好，制定了统一名称，便于交流，有利于学术发展。拉丁文是当时欧洲文化界流行的书面文字，是死文字，变化少，并且比用英、法等文字易于为各国科学家接受。

二名法至今还在使用。但是，林奈不相信生物进化，他认为物种不会改变，物种彼此之间不存在亲缘关系，因而他的分类系统不可能反映各种生物在进化上的地位。但是他鉴定物种所选用的性状大多是有同源关系的，是可以比较的，因此他的分类系统至今仍是有意义的，他给生物所定的名称至今大多也仍是有效的。

二、自然分类

（一）自然分类的概念

生物分类发展的第二个时期，即林奈以后的时期，是在达尔文生物进化论影响下才出现的分类系统。这个时期的最大变化是逐步由人为的分类方法发展到自然的分类方法。所谓自然的分类方法就是最接近进化理论，最能反映生物亲缘关系和系统发育的方法，因此自然分类又称为系统（发育）分类。

（二）自然分类的重要依据

自然分类的重要依据主要有形态学、解剖学、细胞学、遗传学、生物化学、生态学、古生物学等方面，特别依据最能反映亲缘关系和系统演化中的主要性状。近几十年来，生物化学、免疫学、遗传学以及分子生物学的成就被引入分类学的研究，这对分类学来说，如虎添翼。分类学者可根据生物免疫反应的强弱，同源的生物大分子如血红蛋白、细胞色素 c 和其他同源蛋白质的氨基酸顺序，以及 DNA、RNA 等核苷酸顺序的差异程度来确定生物的亲疏关系。以下着重介绍生化方面的几个依据。

1. 细胞学依据　染色体的数目以及染色体组型中各染色体的绝对大小作为分类性状的价值，在于它在

种内的相对恒定性。减数分裂时染色体的行为方式表明了不同亲本的染色体组之间配对的程度，因而常用来提示种间的关系。因此，细胞学资料作为分类学的一个依据，在确定某些分类单位、探讨系统演化、建立新的自然分类系统无疑是有重要意义的。

2. 化学依据　植物的化学组成随种类而异，因此化学成分可以作为分类的一项重要指标，用以研究植物群之间的亲缘关系和演化规律。在分类学上有用的化学物质主要是一些次生代谢产物，如糖类、糖苷、黄酮类化合物、植物碱、萜类化合物、酚类化合物、挥发油等，以及带信息的大分子化合物，如蛋白质、核酸、酶等。

(1)抗体抗原反应　一种动物的抗血清(抗体)除和本种动物的血清发生强沉淀反应外，对其他亲缘关系较近的动物的血清也可发生程度不同的强弱反应。将人、黑猩猩、长臂猿的血清分别注射到不同的家兔体内，使家兔产生相应的抗体，然后将含有不同抗体的血清(抗血清)取出，与人、黑猩猩、长臂猿等 7 种灵长类的血清相遇，可得到如表 6-1 的结果。

表 6-1　几种灵长类血清反应

受试动物(血清)	抗血清		
	人	黑猩猩	长臂猿
人	0	3.7	11.1
黑猩猩	5.7	0	14.6
大猩猩	3.7	6.8	11.7
猩 猩	8.6	9.3	11.7
合趾猿	11.4	9.7	2.9
长臂猿	10.7	9.7	0
猕 猴	38.6	34.6	36.0

注：上表中数字代表反应距离。反应强时距离小，反应最强时距离为 0。

反应强度的不同说明人和这些动物的亲缘关系有远近的不同(图 6-1)。人和黑猩猩、大猩猩的关系最近，和猴的关系最远。猴和表中其他灵长类的关系也很远，似乎在进化历史中，猴是很早就分出来的一支。

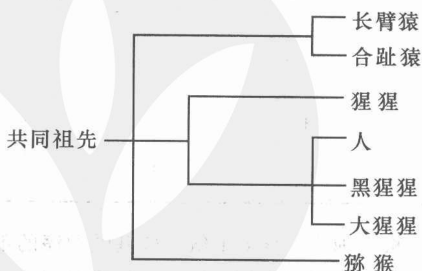


图 6-1　人在灵长类中的地位(血清反应)

在分类学上，大熊猫属于哺乳纲、食肉目。从形态上看，大熊猫既像浣熊科的小熊猫，又像熊科的黑熊。那么，大熊猫应属于浣熊科还是属于熊科呢？

20 世纪 50 年代，Leone 和 Wiens 用免疫方法证明大熊猫更接近于熊，而与小熊猫距离较远。近来潘文石等比较了大熊猫、亚洲黑熊、马来熊和小熊猫的抗体抗原的反应，根据反应的强弱来判断这 4 种动物的亲缘关系。所得结果(表 6-2)说明大熊猫和熊科动物的亲缘关系果然比和小熊猫的亲缘关系更接近，因此它应属于熊科而不应属于浣熊科。

表 6-2　大熊猫等 4 种动物的抗体抗原反应(＋表示沉淀反应的强度，＋号多，反应强)

抗血清	血　清			
	大 熊 猫	小 熊 猫	黑 熊	马 来 熊
抗大熊猫	＋＋＋	＋	＋＋	＋＋
抗小熊猫	＋	＋＋＋	＋	＋
抗 黑 熊	＋＋	＋	＋＋＋	＋＋
抗马来熊	＋＋	＋	＋＋	＋＋＋

(2)生物大分子比较　细胞色素 c 是一个具有 104～112 个氨基酸残基的多肽分子。从进化上看，细胞色素 c 是很保守的分子，据估计，它的氨基酸顺序每 200 万年才发生 1% 的改变。这也说明，利用细胞色素 c 完成细胞呼吸是一个古老的过程。细胞色素 c 分子的变化必须是缓慢而不影响细胞呼吸功能的，否则，它在进化中早被淘汰而不能保存到现在。不同生物的细胞色素 c 中氨基酸的组成和顺序反映了这些生物之

间的亲缘关系。在所查的几十种生物中，细胞色素 c 分子中有 27 个氨基酸残基是相同，其余氨基酸残基则随生物的不同而有不同程度的差异(表 6-3)。例如，人与猕猴相比差一个，与鱼类相比差 20 多个，与天蚕蛾相比差 31 个，人和黑猩猩的细胞色素 c 完全一样。这些数据说明了这些生物的同源性，也说明人和黑猩猩的近缘关系最接近(这和血清反应结果一致)，和猕猴的亲缘关系就稍远一点，和天蚕蛾等的亲缘关系更远。

根据细胞色素 c 分子中氨基酸顺序的差异，可以计算出这一分子的基因核苷酸顺序的差异(表 6-4)。细胞色素 c 分子中第 19 个氨基酸在人和猕猴都是异亮氨酸，遗传密码是 AUU、AUC 或 AUA；马是缬氨酸，密码是 GUU、GUC、GUA 或 GUG。由此可知，无论人和猕猴的异亮氨酸是从 3 个密码中的哪一个密码翻译而来，只要把密码中第一个核苷酸 A 换成另一个核苷酸 G，异亮氨酸就改成缬氨酸了。因此可以说，人和马在这一密码上至少有一个核苷酸不同。人和猕猴细胞色素 c 的第 20 个氨基酸是甲硫氨酸，密码是 AUG；马是谷氨酸，密码是 CAA 或 CAG。因而在这里，至少要有 2 个核苷酸的变换，即 AU 改为 CA，甲硫氨酸才能改变为谷氨酸。这样计算下来，各种动物编码细胞色素 c 分子的 DNA 中核苷酸的差异就可算出来了。

表 6-3　几种生物细胞色素 c 的氨基酸组成与人的细胞色素 c 的差异

生物名称	氨基酸差别	生物名称	氨基酸差别
黑猩猩	0	金枪鱼	21
猕猴	1	天蚕蛾	31
狗	11	链孢霉	43
鸡、火鸡	13	酵母菌	45
响尾蛇	14		

表 6-4　几种生物细胞色素 c 基因与人细胞色素 c 基因的最小核苷酸相差数

生物名称	核苷酸差别	生物名称	核苷酸差别
黑猩猩	0	响尾蛇	20
猕 猴	1	金枪鱼	31
袋 鼠	12	天蚕蛾	36
狗	13	链孢霉	63
马	17	酵母菌	56
鸡	18		

根据细胞色素 c 中氨基残基酸顺序的不同，或细胞色素 c 基因(DNA)中核苷酸顺序的不同绘制出生物界的系统树，与根据化石、比较形态学制成的系统树(图 6-2)是一致的。蛋白质作为化学分类特征，还可以直接用蛋白质作电泳分析的电泳法，以比较植物种类之间的异同。

不同物种在形态结构、生理生化方面的差异，是染色体上基因的差异造成的一种表型差异。因此，可以直接从染色体的 DNA 结构上寻找分子水平上的差异，作为分类学上的资料。DNA 杂交更是一种直接的证据。如果两个物种的同源 DNA 之间进行杂交，能配对的碱基对越多，说明这两个物种之间的亲缘关系越近。

第三节　生物分类等级和生物系统树

一、分类等级

林奈的分类系统包括纲、目、属、种 4 个等级。现代的分类等级已增加为门、纲、目、科、属、种 6 级，加上界就共有 7 级。在每一级之下，都可插入一个亚级，如亚界、亚门、亚纲、亚目等。有时，如在线虫纲和在特别庞大的昆虫纲，在每级之前，还可插入一个“超级”，如超目、超科等。此外，种下还可分“亚种”、“变种”等。例如，周口店的“北京人”就是“直立人”的一个亚种，学名应是 *Homo erectus pekinensis*，译成汉语就是“北京直立人”。他和现代人同属，但不同种。

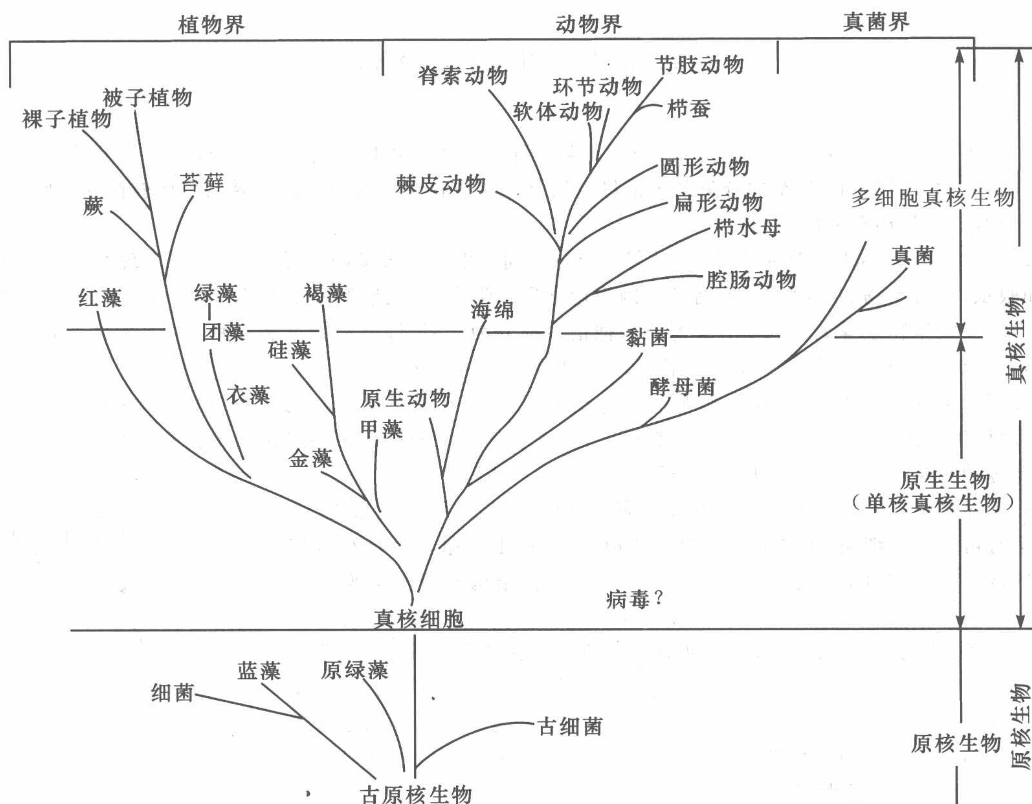


图 6-2 生物系统树

物种即为种。不同专业的生物学家对物种的概念有不同的理解，但其争论的焦点归纳起来主要有两点：一是把物种定义为形态结构相似的个体群，把物种分为形态学种和分类学种；二是强调种间生殖隔离的机制。随着科学的发展，采用生物的综合性状，提出了多维性种的概念，即"种是形态、生理、行为和生殖的动态群"。中国学者陈世骧教授认为"种是由种群所组成的生殖单元，在自然界占有一定的生境，在系谱上代表一定的分支"。这个定义包括种的四个标准：种群组成，生殖隔离，生境地位和系谱分支，是一个被广泛接受的、较为完善的定义。

种是客观存在的，又是进化发展的。一个种通过遗传、变异和自然选择，可能会发展成另一个新种。现在地球上众多的物种，就是由共同祖先逐渐演化而来的。

种和亚种、变种不同。亚种是种下的分类阶元，是指同一种内由于地理隔离彼此分化而形成的个体群，这些个体群之间存在一定的遗传差异，但还未达到生殖隔离的程度，如东北虎和华南虎就是虎种的两个亚种，这两个亚种经过长期的地理隔离有可能会进化成两个不同的虎种。变种不是分类阶元，是指种内的种型或个体变异，变种具有种的共同特征，而又独具各自不同的稳定的性状，如高茎的豌豆种群中出现了矮茎的豌豆植株，这些矮茎的豌豆植株就是变种；如果把这些矮茎豌豆人工培育成一个足够大的种群，则这个种群和原始种（高茎豌豆）就各成一个品种了，也就是说品种是人为通过一定的培育途径形成的。

二、系统树

图 6-3 是以古生物学、比较形态学等方面资料为基础，同时吸收了分子生物学的一些研究结果而建成的以门类为单位的系统树。这个系统树反映出生命进化先后经历原核生物阶段、真核单细胞阶段和真核多细胞阶段。

系统树是生物界的"家谱"。生物的种类繁多，历史久远，它们彼此之间的关系十分复杂。比较生物化学、免疫学等多学科的研究不断为探寻生物亲缘关系提供新资料，生物系统树也从而不断地得到补充和修正。

第四节 生物的分界

1. 二界系统 人们用肉眼观察生物特征，很早就注意到生物可区分为两大类群，即固着不动的植物和能行动的动物。1753 年，林奈的分类系统也将生物分为植物和动物两大类。二界系统比较简便，现在一些教科书相沿成习，还在采用。

2. 三界系统 1859 年达尔文的《物种起源》出版，同时由于显微镜的广泛使用，人们发现有些单细胞生物(如眼虫)兼有动物和植物的双重特征。因而德国生物学家、进化论者海克尔(E. Haeckel)于 1866 年提出一个力求反映生物亲缘关系的新分类系统。他把生物分为三界，即除植物界和动物界外，增加一个原生生物界，后者包括所有单细胞生物和一些简单得多细胞动物和植物。

3. 四界系统 1938 年，美国的科帕兰(Copeland)根据有机体的细胞结构和组织水平，主张建立四界系统，即原核生物界、原始有核界、后生植物界和后生动物界。其中原核生物界包括细菌和蓝藻，原始有核界包括低等的真核藻类、原生动物和真核菌类。

4. 五界系统 电子显微技术的发展和完善，以及生化知识的积累，使生物学家有可能提示细菌、蓝藻细胞的细微结构，于是提出了原核生物和真核生物的概念。1969 年，美国的 R. Whittaker 根据细胞结构和营养类型将生物分为五界，即原核生物界、原生生物界、植物界、真菌界和动物界(表 6-5，6)，各界物种的现存种数的大致比例如图 6-3 所示。在二界系统中，细菌和蓝藻是属于植物界的。但是它们的细胞结构显然是处于较低水平的，它们没有完整的细胞核，也没有线粒体、高尔基体等细胞器。蓝藻和某些细菌能进行光合作用，但不应因此就把它们放入植物界。它们能进行光合作用只是说明生命在进化到原核生物阶段就有利用日光能、进行光合作用的能力。所以 Whittaker 根据细胞结构的重要差异而把细菌和蓝藻放在原核生物界中是可取的。这五界可进一步归属于 2 个总界，即①原核生物总界，只含原核生物一界，和②真核生物总界，包括原生生物界、植物界、真菌界和动物界等四界。

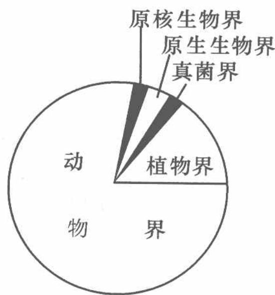


图 6-3 各界现在物种数的大致比例

原生生物界包括一切单细胞的和群体的单细胞生物，是很庞杂的一界。有些原生生物显然应属于动物，如草履虫、变形虫等。有些显然应属于植物，如衣藻、团藻等绿藻。还有些种类既有植物的特征，又有真菌或动物的特征，如眼虫。黏菌有孢子，从形态上看很像真菌，但它们有变形虫阶段，是吞噬营养的，这又是动物的特征。这种情况是不难理解的，植物、真菌和动物都是进化的产物，它们彼此都有亲缘关系，这些同时具有植物、真菌或动物特征的生物正说明生物在低级阶段时是没有清楚界限的。所以海克尔和 Whittaker 将这些保存了低级特征的生物并为一个原生生物界是合理的。但是不少人反对这样分类，而主张把这些生物分别放到植物界或动物界中，对于那些具有植物和动物两方面特征的生物可同时收入植物界和动物界，承认它们的“双重身份”。实际上，动物学家和植物学家一般都是按后面的意见，而把生物界仍旧分为动物和植物两界的。

除原生生物外，真核生物的其他三界都是多细胞的。植物是光合自养的，真菌是腐食营养的，动物是吞噬营养的。

5. 六界系统 1979 年，我国生物学家陈世骧提出了一个六界系统，他把生物界分为三个总界(表 6-6)：非细胞生物总界，包括病毒一界；原核生物总界，包括细菌和蓝藻两界；真核生物总界，包括植物、真菌和动物三界。除陈氏的六界系统外，还有人主张在 Whittaker 的五界系统之下，加一个病毒界，构成另一个六界系统。但一般认为病毒不是最原始的生命形态，因此六界系统未受到重视。

6. 八界系统 1989 年，卡瓦里一史密斯(Cavalier-Smith)提出了八界系统，即古细菌界、真细菌界、古真核生物界、原生动物界、藻界、植物界、真菌界和动物界。

下面我们将按植物学、动物学和微生物学三大块来全面学习生物界各类型生物个体的形态结构、分类和生命活动规律。

表 6-5 生物五界系统

	原核生物（细菌 蓝藻 原绿藻）	真核生物			
		原生生物	真菌	植物	动物
细胞结构	原核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞
叶绿体	无，只有类囊体	有或无	无	有	无
细胞壁	胞壁酸（细菌）	有或无	几丁质和多糖，无纤维素	纤维素和其他多糖	无
纤毛或鞭毛	细菌鞭毛	9(2)+2	如有，9(2)+2	配子鞭毛 9(2)+2	如有，9(2)+2
细胞数	单细胞或群体	单细胞或群体	多细胞	多细胞	多细胞
神经系统	无	无	无	无	有
营养方式	化能异养，光合异养，光合自养，化能自养	光合自养，异养（吸收及吞噬）	异养（吸收营养）	光合自养	异养（吞噬）
基因重组方式	细菌：转导，转化，接合	接合，受精，减数分裂或无基因交流	受精，减数分裂或无基因交流	受精，减数分裂	受精，减数分裂

表 6-6 生物的界级分类（引自陈世骧）

五界系统		六界系统	
Ⅰ原核阶段	1. 原核生物界	Ⅰ非细胞生物	1. 病毒界
Ⅱ真核单细胞阶段	2. 原生生物界	Ⅱ原核生物	2. 细菌界
			3. 蓝藻界
Ⅲ真核多细胞阶段	3. 植物界	Ⅲ真核生物	4. 植物界
	4. 真菌界		5. 真菌界
	5. 动物界		6. 动物界

第七章 种子植物形态和解剖结构

种子植物是地球上最繁茂的植物类群，有 27 万种左右。虽然其大小、形态和分布存在着千变万化，但它们的结构和发育过程仍然有共同规律。

在种子植物个体发育过程中，根、茎、叶、花、果实和种子分别都有着一定的形态结构，担负着一定的生理功能，是构成植物体的六大器官。其中根、茎、叶与植物营养物质的吸收、合成、运输和贮藏有关，统称为营养器官，这个时期植物体的生长称为营养生长；而花、果实、种子与植物产生后代密切相关，被称为繁殖器官，这个时期的生长是植物的生殖生长。一般来说，种子植物是在一定的营养生长之后才进入生殖生长的。无论是营养器官还是繁殖器官，都是由相应的组织构成的。

第一节 植物组织

在个体发育中，具有相同来源的细胞(一个细胞或同一群有分裂能力的细胞)通过分裂、生长与分化形成的细胞群及其细胞间质称为组织。如果组织中仅有一种细胞类型的叫做简单组织，组织中有多种细胞类型的叫做复合组织。

种子植物的组织结构是植物界中最复杂的，按照其发育特点，植物组织可分为两大类：简单组织和复合组织，前者又可分为分生组织和成熟组织。种子植物在胚胎发育时期，所有细胞都有强的分裂能力，但在后来的生长发育过程中，大部分细胞陆续分化而失去分裂能力，成为有特定功能的分化细胞，构成成熟组织；仍然保留分裂能力的少数没有分化的原始细胞，构成分生组织。成熟组织按其功能又可以分为：营养组织、保护组织、输导组织、机械组织、分泌组织等。

一、分生组织

分生组织是具有细胞分裂能力的植物细胞群，这些细胞都属于周期细胞。在成熟的植物体内，总保留一部分不分化的细胞，它们终生保持分裂能力。有些分生组织常处于潜伏状态，即处于 G_0 期状态，只在条件适宜时才活跃起来，如腋芽内的分生组织。由于分生组织的存在，种子植物的个体总保持着生长的能力或潜能。分生组织的细胞体积小、壁薄(只有中胶层或较薄初生壁)、质浓、一般液泡无或很小，排列紧密整齐。

(一)按来源的性质分类

1. 原分生组织　原分生组织是由从胚胎中保留下来的原始细胞构成的，具有持久的分裂能力，位于根、茎顶端的最前端。其分裂产生的细胞中，有一部分继续分裂不发生分化；另一部分细胞在分裂的同时开始了细胞的初步分化，发展为初生分生组织。

2. 初生分生组织　初生分生组织在细胞形态上已发生了初步分化，但仍具有分裂的能力，是从原分生组织向成熟组织过渡的组织，是一种边分裂边分化的组织。

3. 次生分生组织　次生分生组织是由已分化成熟的薄壁细胞脱分化后转变成的分生组织。

(二)按在植物体上的位置分类

1. 顶端分生组织　植物的根尖、茎端有分生组织，称为顶端分生组织(图 7-1)。顶端分生组织的细胞多为横向分裂，即子细胞沿根或茎的长轴方向排列，沿根与茎的长轴方向增加了细胞的数目使根茎长长。从根顶端分生组织分裂产生的细胞中，有的继续分裂，保持着很强的分裂能力；有的生长并渐渐发生分化，最终失去分裂能力成为成熟组织的细胞。

根据细胞分化的程度，顶端分生组织可分成两类：原分生组织和初生分生组织，前者更靠顶部，但没有

明确的界线。由顶端分生组织活动引起的生长属于初生生长。

2. 侧生分生组织　在一些植物根茎等器官中，靠近表面的，与器官长轴平行的方向上，也有呈桶形分布的分生组织，称为侧生分生组织（图7-1）。侧生分生组织包括形成层和木栓形成层各一层细胞。侧生分生组织的细胞多是长的纺锤形细胞，有较为发达的液泡，细胞的长轴与器官的长轴平行。侧生分生组织的细胞分裂方向以切向分裂为主，也有径向和其他方向的分裂。

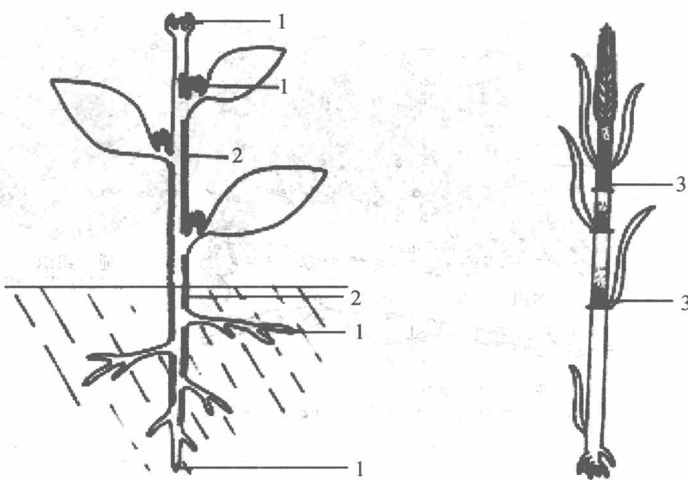


图 7-1　植物体中分生组织的分布

1. 顶端分生组织；2. 侧生分生组织；3. 居间分生组织

侧生分生组织属于次生分生组织，其活动引起根茎长粗，这种生长属于次生生长。木栓形成层是典型的次生分生组织。单子叶植物中一般没有侧生分生组织，一般不会进行加粗生长。

3. 居间分生组织　在有些植物发育的过程中，在已分化的成熟组织中夹着一些未完全分化的分生组织，称为居间分生组织，属于初生分生组织。在玉米、小麦等单子叶植物中，居间分生组织分布在节间的下方（图 7-1），它们旺盛的细胞分裂活动使植株快速生长、增高。韭菜和葱的叶子基部也有居间分生组织，割去叶子的上部后叶还能迅速生长。“雨后春笋”就是居间分生组织活动所表现出的生物现象。

二、成熟组织

成熟组织的细胞失去分裂能力，发生了分化，成为各种成熟组织，也称为永久组织。不同成熟组织的细胞分化程度是有差别的。成熟组织又可分为以下几种组织类型。

（一）保护组织

1. 分布　分布在植物各器官的外表面，有表皮和周皮两种类型。

2. 结构特点　细胞排列紧密，质少，液泡大，没有胞间隙。地上部分的表皮细胞外壁厚且角质化，还有保卫细胞构成的气孔，如图 7-2；地下部分的表皮细胞壁薄、不角质化，但有根毛，适于吸收。多年生植物的根、茎的表皮因不断加粗而破裂，于是在破裂的表皮内侧又形成新的次生保护组织——周皮。

3. 作用　保护、吸收、控制气体交换。

（二）基本组织

又称薄壁组织，分布最广、最多。其结构特点表现在：细胞大，壁薄，一般只有初生壁而无次生壁，有胞间隙（疏松），质少，液泡大，分化程度低，可脱分化成次生分生组织。基本组织又可分为同化组织、贮藏组织、贮水组织和通气组织（图 7-2）。

同化组织细胞含叶绿体，分栅栏组织和海绵组织。贮藏组织细胞内富含大量营养物质或其他代谢产物，如稻的胚乳和马铃薯的块茎主要由贮藏组织构成。贮水组织是由高度特化的大型薄壁细胞组成，贮有大量水分，多见于适应旱生的肉质植物，如仙人掌的茎、秋海棠的叶中等。通气组织的胞间隙特别发达。如水稻、莲等水生植物的根、茎、叶均具有发达的通气组织。

（三）机械组织

其细胞长形，纵向排列，壁厚或角厚。具有支持和巩固作用。机械组织又可分为厚角组织和厚壁组织。

1. 厚角组织　厚角组织是支持力较弱的一类机械组织，多分布在幼嫩植物的茎或叶柄等器官中，起支持作用。如芹菜叶柄中的厚角组织有支撑叶子的功能。厚角细胞是长形的细胞，一般比薄壁细胞长，细胞壁上有不规则的增厚，在横切面上可以看出增厚的部分多在细胞的角隅上。厚角组织的细胞壁是初生壁性

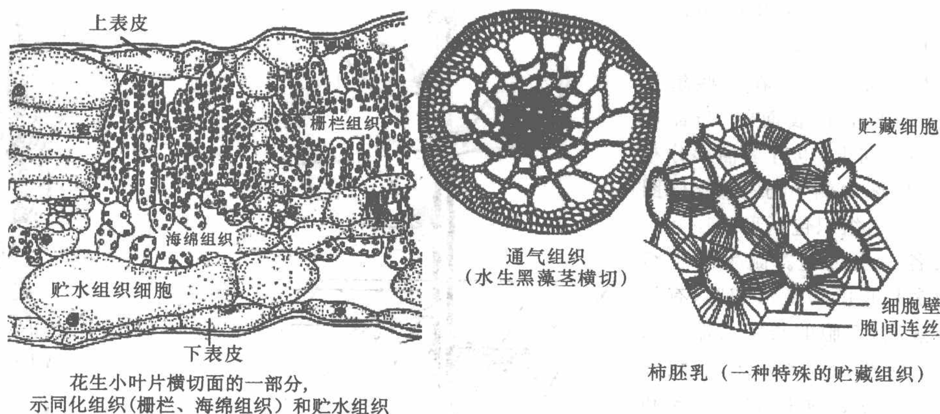


图 7-2 几种薄壁组织

质的，不木质化，含水量高，延展性较强，能随植物器官的生长而延伸。厚角组织的细胞是活细胞(图 7-3)。

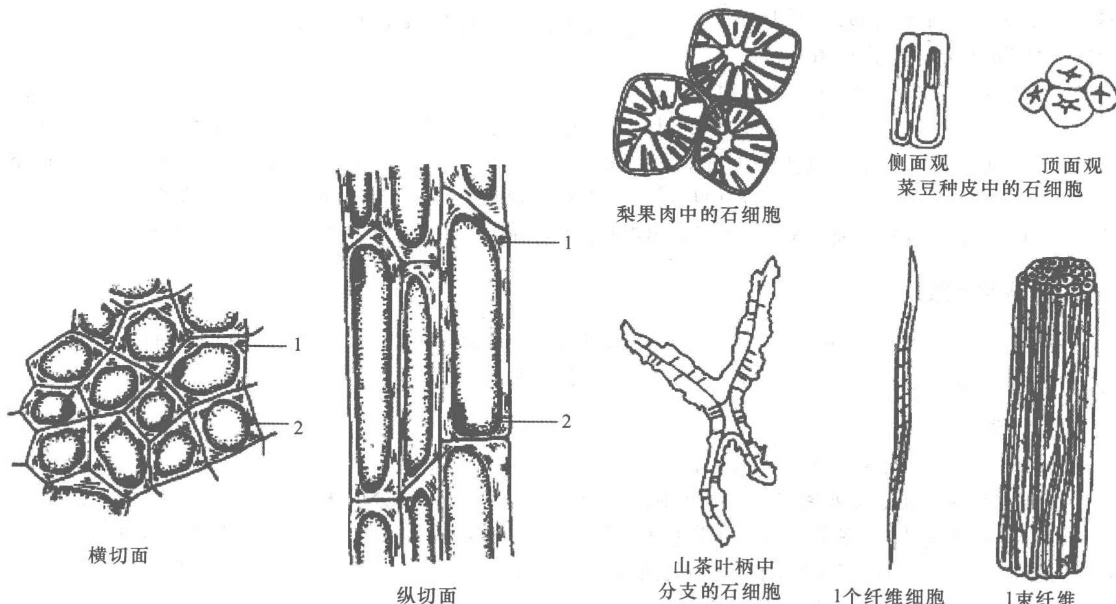


图 7-3 叶柄中的厚角组织
1. 细胞壁 2. 细胞质

图 7-4 石细胞与纤维

2.厚壁组织 厚壁组织支持能力比厚角组织强，是植物体的主要支持组织。厚壁细胞比厚角细胞更进一步特化：细胞壁全面地(而不是局部)加厚，木质化。有时细胞壁可占据细胞大部分，细胞内腔可以变得较小以致几乎看不清。发育成熟的厚壁组织细胞死亡，厚的细胞壁起到支持作用。厚壁组织有两类(图 7-4)：纤维和石细胞。

(1)纤维 细胞细长，两端是尖的。如木纤维，细胞壁木质化，坚硬有力；韧皮纤维，存在于韧皮部，细胞壁不木质化或只轻度木质化，故有韧性，如黄麻纤维、亚麻纤维等(图 7-4)。

(2)石细胞 这类细胞形状不规则，但多为等直径的。梨果肉中的白色颗粒就是成团的石细胞。各种坚果和种子的硬壳中主要都是石细胞。

(四)输导组织

输导组织是植物体内长距离输导营养物质的组织，其中输导水分和无机盐的结构是管胞和导管；以输导有机物为主的是筛管与伴胞，或筛胞。在高等植物体内逐渐演化发育形成了特化的输导组织，发达的输

导组织使植物对陆生生活有了更强的适应能力。输导组织的长管状输导细胞纵向分布并以相应的方式相互联系，贯穿于整个植物体内，形成一连续的输导系统。

1. 管胞　管胞是狭长、两端尖细的管状死细胞。管胞的细胞壁在细胞发育中形成厚的木质化的次生壁。次生壁加厚不均，形成了各种形状的加厚式样，这些加厚式样分成环纹、螺纹、梯纹、网纹、孔纹等五类（图 7-5）。其尖端侧壁上有纹孔（没有次生壁加厚的区域），但不穿孔，上下两细胞的端部紧密重叠；水分通过纹孔从一个细胞到另一个细胞。环纹、螺纹管胞的加厚面小，支持力低，多分布在幼嫩器官中；其他几种管胞多出现在较老的器官中。

2. 导管分子　成熟的导管分子为长管状的死细胞，其细胞壁也有五种加厚方式。与管胞不同的是，导管在发育过程中伴随着细胞壁的次生加厚与原生质体的解体，导管两端的细胞初生壁被溶解，形成了穿孔（图 7-6）。多个导管分子以末端的穿孔相连，组成了一条长的管道，称导管。

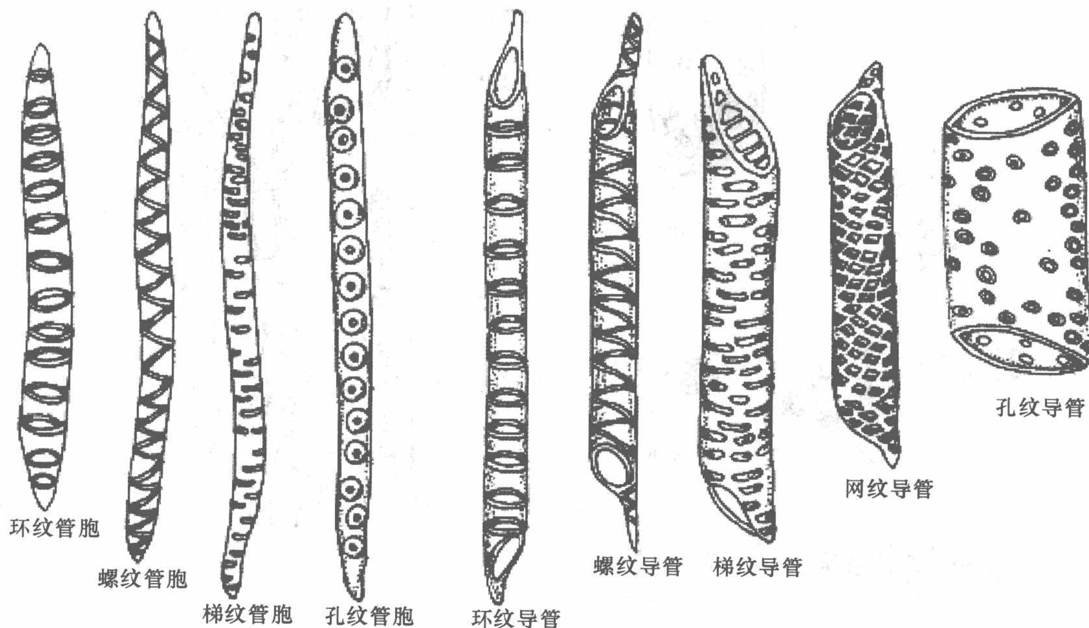


图 7-5　管胞

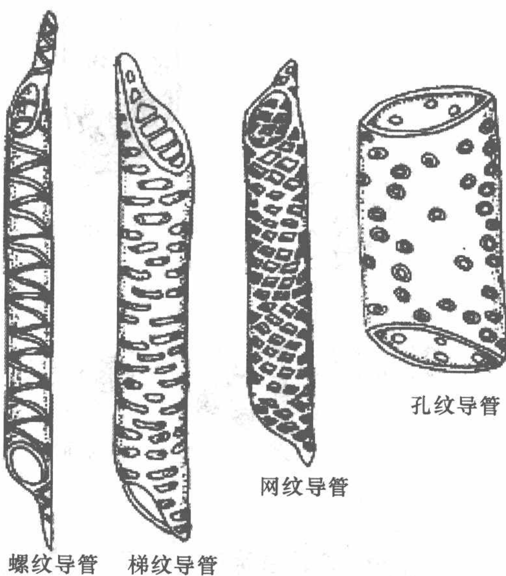


图 7-6　导管

导管比管胞的输导效率高得多。多数蕨类和裸子植物仅以管胞输导水分及无机盐，在被子植物中不仅具有管胞（如叶脉的末端只有管胞），还出现了导管，并成为输导水分和无机盐的主要结构。

3. 筛管　筛管是运输有机物的结构，其组成单位是长形活细胞，称为筛管分子（图 7-7），多个筛管分子以顶端相连而成筛管。筛管分子长成后，细胞核退化，液泡膜也消失，细胞质仍保留，上下两邻筛管之间的细胞壁共同形成筛板，其上有较大的孔，称筛孔，穿过孔的原生质丝比胞间连丝粗大，称联络索。联络索沟通了相邻的筛管分子，能有效地输送有机物。

筛管分子的细胞壁不次生加厚、不木质化，在侧面的细胞壁上有许多特化的初生纹孔场，叫做筛域，筛域中的胞间连丝比较粗，利于横向运输和信息交流。初生纹孔场是在初生壁形成时，不均匀加厚而形成的许多凹洼区域。在被子植物的筛管中，还有一种特殊的蛋白，称 P-蛋白，有人认为 P-蛋白是一种收缩蛋白，与有机物的运输有关。

在生长季后期，沿着筛孔的四周，围绕联络索逐渐积累一种特殊的碳水化合物（β-1，3 葡聚糖，又称胼胝质），联络索束相应也变细，胼胝质不断积累成为垫状而沉积在整个筛板上的胼胝体，将筛孔完全堵塞，这时筛管分子进入休眠或衰亡。如果是进入休眠状态的筛管分子，来年春季临近时胼胝体会消溶，筛管功能得到恢复。但在多数双子叶植物中，胼胝体不会消失，使筛管永久地失去运输功能，因此这种筛管分子的功能只限于一个生长季。

4. 伴胞　伴胞（图 7-7）是和筛管并列的一种细胞，是具有完整结构的活细胞，代谢很旺盛。伴胞和筛管是从分生组织的同一个母细胞分裂发育而成。二者间存在发达的胞间连丝，在功能上也密切相关，伴胞

与筛管分子共同完成有机物的运输。筛管分子没有细胞核，但仍能生活，可能与伴胞的存在有关。有些植物叶脉末端的伴胞发育成传递细胞。

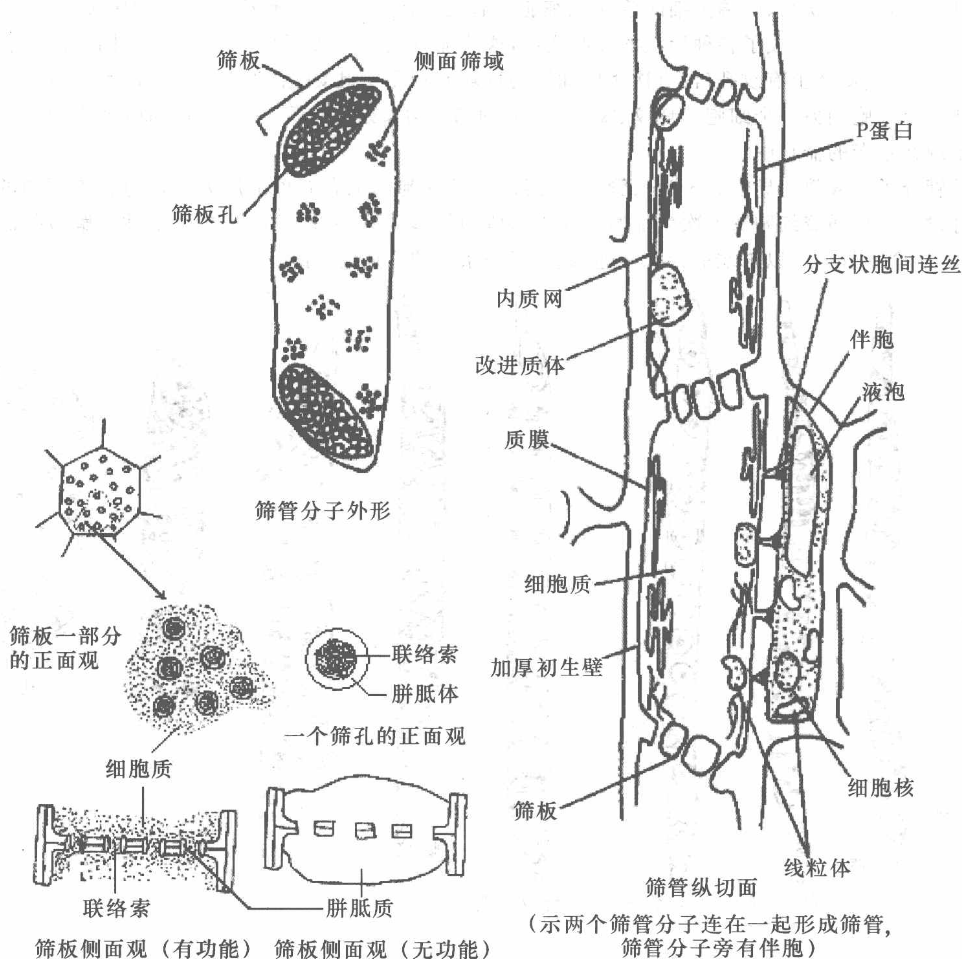


图 7-7　成熟筛管分子和伴胞的结构

5. 筛胞　被子植物有机物运输的结构是伴胞和筛管，在蕨类植物和多数裸子植物中，一般无筛管和伴胞，输导有机物的结构是筛胞，其两端不形成筛板，仅以细胞之间的斜壁或侧壁上的筛域相联系，以输导有机物，细胞质中也没有 P-蛋白，输导功能较筛管差。

（五）分泌组织

植物体中有一些细胞或一些特化的结构有分泌功能，这些具有分泌功能的细胞共同构成了分泌组织。这些细胞分泌的物质或是通过某种机制排到体外、细胞外，或是积累在细胞内。

1. 分泌物及其作用　分泌的物质十分复杂，有蜜汁、乳汁、树脂、黏液和挥发油等。分泌物有的能吸引昆虫帮助传粉或传播种子，有的能泌溢出过多的盐分而避免毒害，有的能抑制其他竞争性生物，也有的能促进植物本身的生长，等等。

2. 分泌组织的结构

（1）外部的分泌结构　这类结构比较简单，大都位于植物器官的表面，其分泌物能直接分泌到植物体外。常见的如某些花中的蜜腺；有些植物（如天竺葵）叶表面的腺毛；还有很多植物叶缘的排水器（由水孔和通水组织组成，能吐水）等。

（2）内部的分泌结构　这类结构埋藏在植物体的薄壁组织中，分泌物积聚于细胞腔内或细胞间隙中，常见的有分泌细胞、分泌腔、分泌道和乳汁管。

分泌细胞是单独分散于薄壁组织中的含有特殊分泌物的细胞，活着或死去，如玉兰等花瓣有香气是因为其中有油细胞，能分泌芳香油。

分泌腔和分泌道是由毗连的细胞构成的腔状或管道状结构，其中充满分泌物。如橘子果皮上可见到透明的小点就是分泌腔，能分泌芳香油。松柏类植物的茎、叶等器官中的树脂道和漆树韧皮部中的漆汁道都是分泌道。树脂道分泌松脂，漆汁道分泌漆液，这两种分泌物都重要的工业原料。一些菊科和伞形科植物的分泌道中含有挥发油。

乳汁管是指能分泌乳汁的单个或单行细胞构成的管状结构。单个细胞的乳汁管可达几米长，纵向分布于茎中，如夹竹桃的乳汁管；单行细胞的乳汁管是由许多纵向排列、头尾相连、端壁穿孔或不穿孔的单行细胞构成，如橡胶树茎中的乳汁管，所分泌的汁液能制作橡胶。

三、复合组织

植物体内多种组织按一定的方式和规律相结合，就构成了复合组织。维管组织就是由原形成层分裂分化和形成的几种组织共同构成的复合组织，也是高等植物特有的组织。此外还有表皮、周皮、树皮、木质部和韧皮部等都属于复合组织的水平。

（一）维管组织的组成

维管组织又称维管束，由木质部和韧皮部两部分构成。

1. 韧皮部　韧皮部由筛管（或筛胞）、伴胞、韧皮纤维与韧皮薄壁细胞共同构成，其功能是：①筛管和伴胞能运输有机物质，如糖类、氨基酸及其他含氮有机化合物等，是可以双向的。叶光合作用制成的有机分子通过韧皮部而运输到根部和茎部保存，或运到生长中的分生组织供生长之用。根部储藏的大分子有机物经水解成小分子后，也通过韧皮部而向上运输到茎、叶、果实等部位。②有支持作用。

2. 木质部　木质部由管胞、导管、木纤维和木薄壁细胞共同构成，其中的管胞和导管能运输根所吸收的水与溶解在水中的无机盐到地上部分，单向运输。木质部中的纤维和导管、管胞都有支持作用。

（二）维管束的主要类型

1. 根据维管束中有无形成层，将维管束分为有限维管束和无限维管束

（1）有限维管束　只有木质部和韧皮部而不存在束内形成层，故这类维管束不能增粗。如多数单子叶植物中的维管束。

（2）无限维管束　在木质部和韧皮部之间存在束内形成层。这类维管束能通过束内形成层的分生活动，产生次生木质部和次生韧皮部，从而增粗。如裸子植物和多数双子叶植物中的维管束。

2. 根据木质部和韧皮部的位置和排列，将维管束分为以下四种类型：

（1）外韧维管束　如图 7-8，韧皮部排列在外（指靠近植物体表），木质部排列在内，二者并生成束。种子植物一般都具有这种类型的维管束。这类维管束又可分为有限外韧维管束和无限外韧维管束。

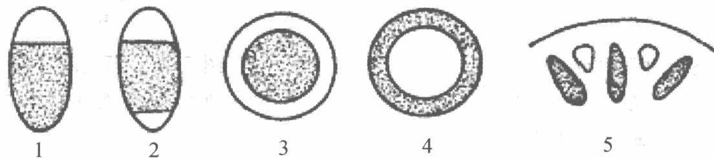


图 7-8　维管束类型图解（黑点部分示木质部，空白部分示韧皮部）

1. 外韧维管束　2. 双韧维管束　3. 周韧维管束　4. 周木维管束　5. 根的辐射维管束

（2）双韧维管束　木质部的内、外方各有一并生的韧皮部，如瓜类、茄类、马铃薯、甘薯等的茎具有双韧维管束。

（3）同心维管束　维管束的木质部围绕着韧皮部或韧皮部围绕着木质部，呈同心排列的束。前者称为周木维管束，后者称为周韧维管束。芹菜茎的髓部和少数单子叶植物的根状茎中有周木维管束；被子植物的花以及蕨类植物的根状茎中，都有周韧维管束。

（4）辐射维管束　根的初生结构中，木质部呈若干辐射角，韧皮部间生于木质部的辐射角之间，二角交互排列，不相连接。

四、组织系统

植物的每一器官都由一定种类的组织构成。具有不同功能的器官中,组织的类型和排列的方式都可能不同。然而,植物是一个有机的整体,各个器官除了具有功能上的相互联系外,同时在它们的内部结构上也必然具有连续性和统一性,在植物学上为了强调这一观点,采用了组织系统这一概念。一个植物整体,或一个器官上的一种组织,或几种组织在结构和功能上组成一个单位,称为组织系统。

维管植物的主要组织可归并成三种组织系统,即皮组织系统、维管组织系统和基本组织系统,分别简称为皮系统、维管系统和基本系统。皮系统包括表皮和周皮,它们覆盖于植物体各器官的表面,形成一个包裹整个植物体的连续的保护层。维管系统包括输导有机养料的韧皮部和输导水分和无机盐的木质部,它们连续地贯穿于整个植物体内,把生长区、发育区与有机养料制造区和储藏区连接起来。基本系统主要包括各类薄壁组织、厚角组织和部分厚壁组织,它们是植物体各部分的基本组织。植物整体的结构表现为维管系统包埋于基本系统之中,而外面又覆盖着皮系统。各个器官结构上的变化,除表皮或周皮是始终包被的最外层外,主要表现在维管组织和基本组织的相对分布上的差异。

第二节　种　子

种子是种子植物所特有的结构。种子植物在地球上如此繁茂,可以说与种子的存在密切相关。休眠是种子度过严寒和干旱等不良环境的极佳方法。同时种子还有一些适应传播的机制与环境及动物相配合,使植物能够在新的分布地定居下来。种子是母体为子代幼体储备足够营养物质的一种结构,极有利于幼苗的成长。

一、种子的形态和构造

虽然种子在形态上的变化非常大,但基本结构却是一致的,一般由胚、胚乳和种皮三部分组成(图7-9,10,11),有些种子具有外胚乳或假种皮。

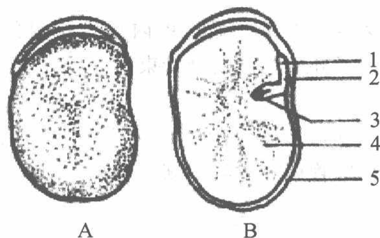


图 7-9　蚕豆种子的结构
A. 种子外形　B. 切去一半子叶
1. 胚根　2. 胚轴　3. 胚芽
4. 子叶　5. 种皮

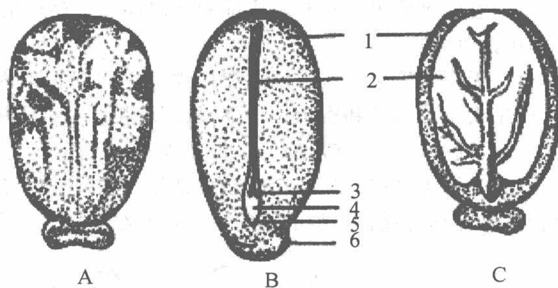


图 7-10　蓖麻种子的结构
A. 种子外形　B. 与子叶垂直的正中纵切
C. 与子叶平面平行的正中纵切
1. 胚乳　2. 子叶　3. 胚芽　4. 胚轴
5. 胚根　6. 种阜

(一)胚

胚是构成种子的最重要部分,是新一代植物体的幼体,为多细胞结构,全部细胞均为胚性细胞,植物器官的形态发生从胚开始。

种子内的胚由胚根、胚轴、胚芽和子叶四个部分组成。胚根由根端生长点和根冠组成。胚芽由茎端生长点和幼叶组成。连接胚根和胚芽的轴状结构为胚轴,胚轴极短;通常将子叶到第一片真叶之间的部分称之为上胚轴,子叶到根之间的部分称为下胚轴。子叶可以认为是植物最早的叶子,也是子叶出土型幼苗的植株一生中最早能进行光合作用的器官。被子植物的种子中有一片子叶的,也有两片子叶的,以此为标准将被子植物分为单子叶植物和双子叶植物两大类。在裸子植物的种子中,子叶的数目变化较大,大多种类

为两片或两片以上。

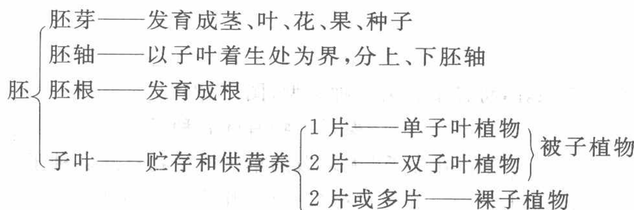


图 7-11

（二）胚乳

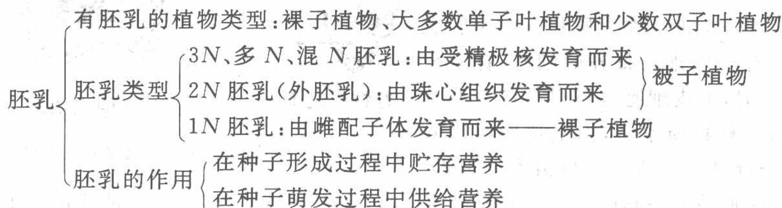
胚乳位于种皮和胚之间，是种子中营养物质贮藏的场所，也供种子萌发时利用。有些植物在种子生长发育过程中，胚乳的养料被胚吸收，转入子叶中贮存，所以成熟时，种子中不存在胚乳，却有肥大的子叶。

种子中的胚乳或子叶含有丰富的营养物质，主要是糖类、脂类和蛋白质，亦有少量的无机盐和维生素。这些化合物在种子中的相对数量随植物种类不同，变化很大（表 7-1）。

表 7-1　几种常见植物种子中主要养分的含量(%)

植物种类	淀粉	蛋白质	脂肪
玉　米	75	12	9
小　麦	75	12	2
大　麦	76	12	3
豌　豆	56	24	6
大　豆	26	37	17
落花生	12	31	48
油　菜	19	21	48

少数植物种子在形成过程中，胚珠中的一部分珠心组织保留下来，在种子中形成类似胚乳的营养组织，称外胚乳，外胚乳与胚乳来源不同，功能相同。胚乳的类型和作用如下。



需要指出的是，裸子植物种子中的胚乳由雌配子体发育而来，为单倍体。被子植物子中的胚乳是由受精极核发育而来，为三倍体或多倍体（详见第九章第二节中的“植物的繁殖”）。

（三）种皮

种皮是包被在种子最外面的结构，具有保护功能，可以保护种子内的胚，避免水分的丧失、机械损伤和病虫害的侵入，有些植物的种皮还与控制萌发的机制有关。多数植物种类的种子成熟时，种皮细胞均已死亡；但也有一些植物具有肉质的种皮，如玉兰的外珠被发育成朱红色的肉质外种皮，裸子植物如银杏、苏铁等许多种类都具有肉质种皮。有些植物的种皮外面还有假种皮，它是由珠柄和胎座等组织发育而成的，如荔枝和龙眼的假种皮包于种皮之外，白色肉质可食，番木瓜和苦瓜的种子外也有假种皮。

成熟种子的种皮上一般还有种脐、种孔和种脊等结构。种脐是种子成熟后从果皮上脱离时留下的痕迹。种脐的一端边缘有一种孔，其实是原来胚珠时期的珠孔，种子萌发时通过种孔吸水，突破种皮的胚根从种孔处伸出。种脐的另一端，如果存在略为突起的部分就是种脊，胚珠发育时进入种子的维管束在此分布。种脐和种孔是植物种子都具有的构造，而种脊、种阜等则不是每种植物都具有，这与胚珠的类型有关，如由

直生胚珠发育的种子不具种脊。

二、种子的类型

根据种子成熟后是否具有胚乳，将种子分为两种类型(图 7-12)。

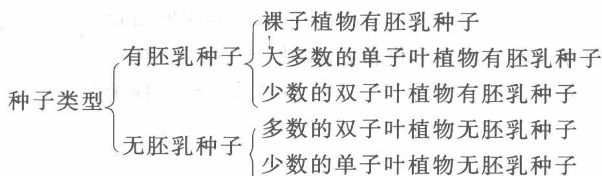


图 7-12　种子的类型图解

(一)有胚乳种子

有胚乳种子在种子成熟后具有胚乳，胚乳一般都占据了种子的大部分，胚相对较小。大多数单子叶植物和部分双子叶植物以及裸子植物的种子都是有胚乳的，如蓖麻、芍药、小麦、水稻和松等。

1. 裸子植物有胚乳种子　裸子植物种子都具胚乳。种皮有两层，外种皮坚硬，由木栓化和木质化细胞组成；内种皮膜质。胚乳发达，包在胚的外围。胚为白色棒状，具有胚根、胚轴、胚芽和子叶 4 个部分。胚轴上轮生多枚子叶。

2. 单子叶有胚乳种子　小麦、玉米等禾本科植物的种子(图 7-13)均具有胚乳，但它们的种皮与果皮愈合不易分离，这种果实称颖果，不会有游离的种子。其胚乳由薄壁细胞组成，占据了种子的大部分体积。蛋白质常集中分布在种皮之下的一层胚乳细胞中，这层胚乳细胞称糊粉层，含有较多的蛋白质和一些脂肪，在种子萌发时还能产生大量的 α-淀粉酶以水解胚乳中的淀粉；其余的胚乳细胞富含淀粉。胚芽由顶端的生长点和周围的幼叶构成，幼叶外有胚芽鞘。胚根由根端的生长点和根冠构成，根冠外包有胚根鞘。胚芽和胚根由胚轴上下连接，胚轴上连有一片子叶，由于子叶呈盾状包围着胚芽、胚轴和胚根部分，故亦被称为盾片。位于胚乳邻近的一面，盾片有一层排列整齐的细胞，称上皮细胞。当种子萌发时，上皮细胞也可以分泌一些水解酶，使胚乳中的贮藏物质水解，由上皮细胞吸收并转运到胚的生长部分。有些禾本科植物如玉米、水稻的种子中，在胚轴的另一侧还有一片薄膜状的突起，称为外胚叶，有人认为是退化的子叶，亦有人认为是胚根鞘的延伸。

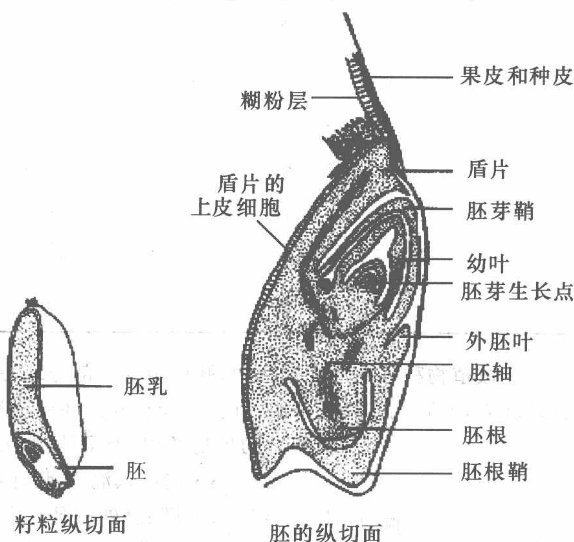


图 7-13　小麦种子的结构

3. 双子叶有胚乳种子　双子叶植物中，有胚乳的种子如蓖麻，种子椭圆形，侧扁；剥去坚硬的种皮可见白色的胚乳，胚乳细胞中富含脂类和蛋白质，可见到大量的糊粉粒；胚被包埋在胚乳的中央，子叶两片，很薄，有明显的脉纹；胚芽夹在两片子叶中间，与胚轴相连；胚轴的另一端是胚根，胚根裸露，正对着种孔(图7-10)。

(二)无胚乳种子

无胚乳种子在种子成熟时缺乏胚乳，因此这类种子仅有种皮和胚两部分组成。如落花生、蚕豆等多数双子叶植物种子和慈姑、泽泻等少数单子叶植物的种子。

单子叶无胚乳种子结构仅有一片子叶构成，子叶基部包着胚芽，下连胚轴和胚根。

根据上述几种类型的种子，可将种子基本结构总结如图 7-14。

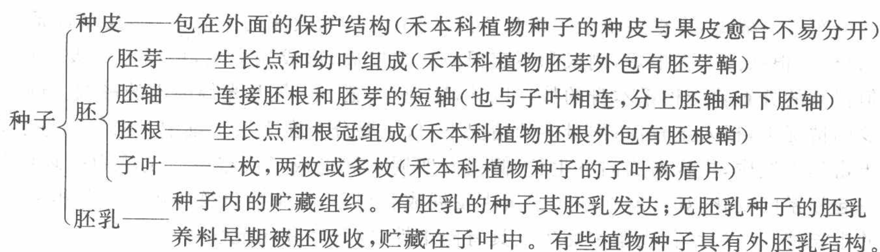


图 7-14　种子的结构图解

第三节　根

根一般生长在土壤之中。由于土壤中相对稳定的环境条件,根是植物体中比较保守的器官。根将植物体固定在土壤中,并把从土壤中吸收的水分和无机盐送到地上部分。

一、根和根系

(一)根的类型

种子植物的根有主根、侧根和不定根之分。种子植物的第一条根,由种子中的胚根发育形成,称为主根(图 7-15)或初生根,可见一棵植物只有一个主根。主根生出的许多分支,称为侧根或次生根。侧根还可以进一步生出侧根。植物体在主根和侧根以外的部分,如茎、叶、胚轴或老根上产生的根统称为不定根(图 7-16),不定根广泛存在于所有维管植物中。这样,主根及其侧根就是定根。

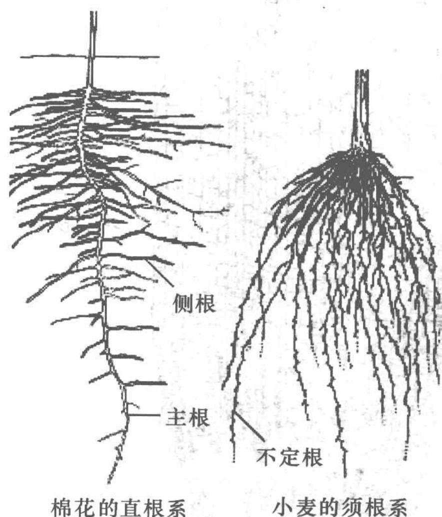


图 7-15　植物的根系

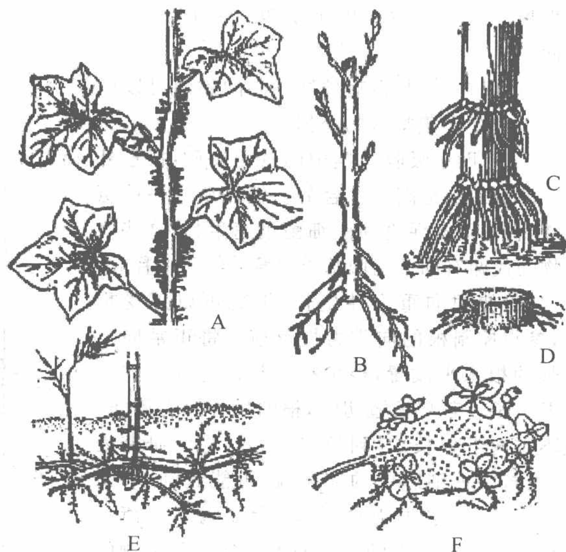


图 7-16　不定根

A. 常春藤枝上的气生根　B. 柳枝插条上的不定根　C. 玉米茎上的支持根　D. 老根上的不定根　E. 竹鞭上的不定根　F. 落地生根叶上小植株的不定根

(二)根系

1. 根系的类型　一棵植物根的总和称为根系(图 7-15)。由种子发育来的裸子植物和大多数双子叶植物的植株根系有明显的主根和侧根之分,称为直根系。在单子叶植物中,由胚根发育形成的主根只生长很短的时间便停止生长,然后在胚轴或茎基部长出许多不定根,因而所有根的粗细相近,没有明显的主根,这种根系称为须根系。

2. 根系的分布　一般地，直根系由于主根长，可以向下生长到较深的土层中，形成深根系，能够吸收到土壤深层的水分；须根系由于主根短，侧根和不定根向周围发展，形成浅根系，可以迅速吸收地表和土壤浅层的水分。但根系的分布除受根系本身的特性以外，还受土、肥、水、气及光等因素的影响。例如，小麦的须根系在雨量少的情况下，根入土较深；雨量多的情况下，根主要分布在表层土壤中。松树的直根系在水分适中营养比较丰富的土壤中，主根适当向下生长，侧根向四周扩展形成了浅根系。土壤中的环境条件在有些情况下可以引起根系的变化，如大麻在沙质土壤中发展成直根系，在细质土壤中则形成须根系。

3. 根系的生长特点　根系在土壤中的生长具有向水性、向肥性和向地性生长的特点。

二、根的初生生长和初生结构

（一）根尖及其分区

根尖是指从根的顶端到着生根毛的部分。根尖是根伸长生长、分支和吸收活动的最重要部分，因此根尖的损伤会影响到根的继续生长和对水肥的吸收。根尖从顶端到着生根毛的区域被分为四个部分：根冠、分生区、伸长区和成熟区（图 7-17），总长度为 1～5cm。

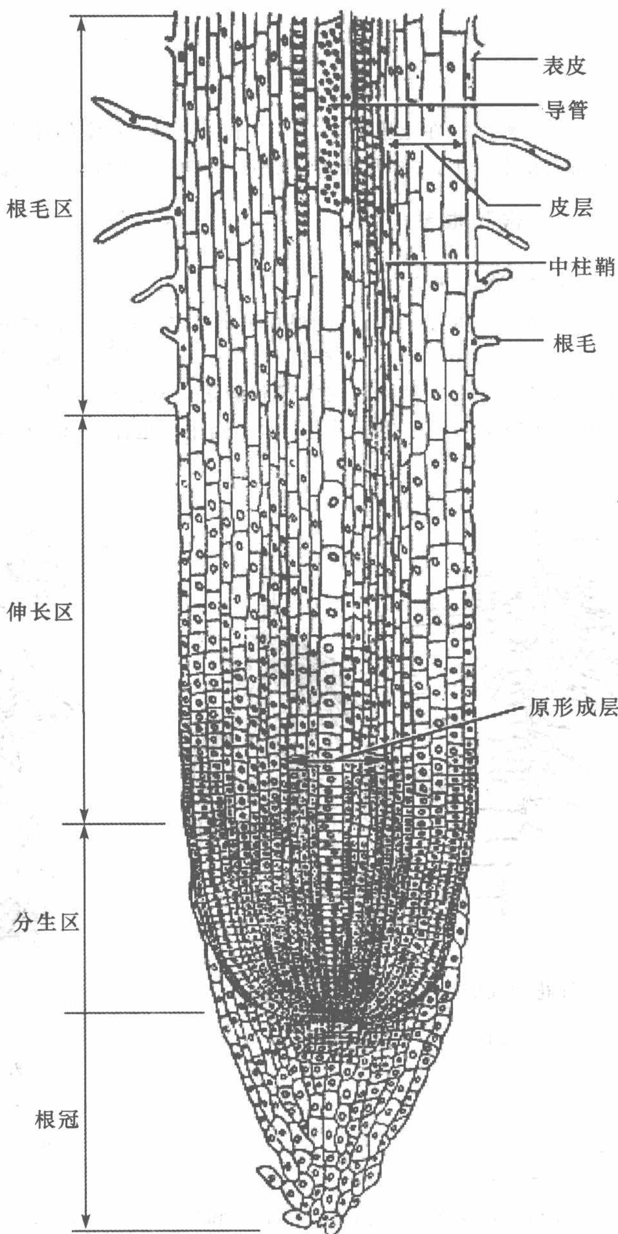


图 7-17　大麦根尖纵切面
（示各分区的细胞结构）

1. 根冠　根冠位于根尖的最尖端，像帽子一样套在分生区外面。根冠由许多薄壁细胞构成，外层排列疏松，细胞壁常黏液化。根冠的发育受环境条件的影响，如将正常生长在土壤中的植物进行水培后，有些植物根尖上可能不再产生根冠。根冠的作用主要表现在以下三个方面：

（1）保护作用：根冠外层分泌的黏液可以保护根尖免受土壤颗粒的磨损。

（2）有助于吸收土壤中的营养物质：根冠外层分泌的黏液是高度水合的多糖物质和一些氨基酸，它们可以促进周围细菌迅速生长，这些微生物的代谢有助于土壤基质中营养物质的释放。

（3）使根向重力性生长：根冠可以感受重力，参与控制根的向重力性反应。将正常向下生长的根水平放置，根尖在伸长区弯曲后继续向下生长。若将根冠切除，根的生长没有停止，但不再向下生长，直到长出新的根冠。研究表明，根冠中央细胞中的淀粉粒，可能起到“平衡石”的作用。当根横放时，根冠细胞的平衡石（造粉体）由于重力的作用而下沉到细胞下侧的内质网上，并对内质网产生压力，激发内质网释放 Ca^{2+} 到细胞质内；Ca^{2+} 和钙调素结合并呈激活状态，激活细胞向地那侧质膜上的钙泵和生长素泵；于是细胞向地侧细胞壁中积累了过多的 Ca^{2+} 和生长素（来自于顶芽等处合成并通过筛管向下的运输），并运至伸长区的向地侧，抑制伸长区向地侧细胞的伸长。可见，植物具有向重力性生长与生长素在植物体中重力方向上的不均匀分布有关。还有研究认为，除淀粉粒

外，根冠细胞中还有其他一些细胞器如线粒体、高尔基体、内质网等与根的向重力性反应都有关系。植物向重力性生长具有明显的生物学意义。

2. 分生区

(1)作用　分生区全部由顶端分生组织细胞构成。在植物的一生中，分生区产生的细胞一部分补充到根冠；大部分细胞进入根后方的伸长区，分化形成根的各部分结构；同时，仍有一部分分生细胞保持分裂能力。

(2)结构特点　根的分生区由原分生组织和初生分生组织两部分组成(图 7-18,19)，并且，原分生组织通过分裂产生初生分生组织。根据其中细胞的位置、大小、形状及液泡化程度的不同，将根的初生分生组织划分为原表皮、基本分生组织和原形成层三个部分。原表皮细胞砖形，径向分裂，位于最外层，以后发育形成表皮。基本分生组织细胞多面体形，细胞大，可以进行各个方向的分裂，以后形成皮层。原形成层细胞小，有些细胞为长形，位于中央区域，以后发育形成维管柱。

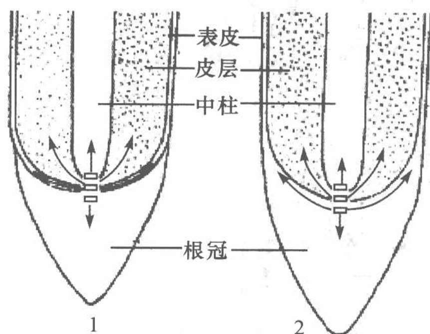


图 7-18　根尖顶端分生组织的结构和衍生的关系图解

1. 大麦、玉米根尖的原始细胞：第一层产生原形成层，第二层产生基本分生组织和原表皮，第三层产生根冠　2. 烟草根尖的原始细胞：第一层产生原形成层，第二层产生基本分生组织，第三层产生原表皮和根冠。

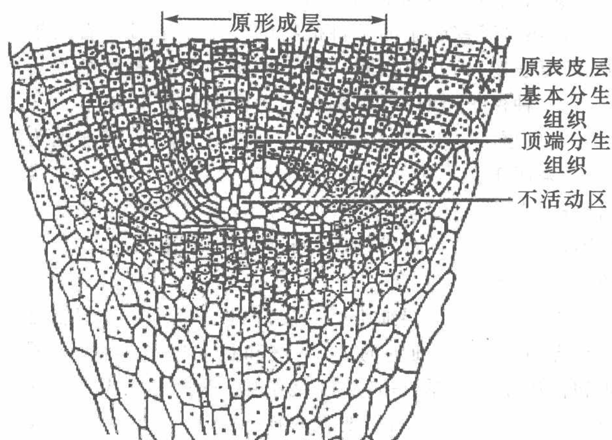


图 7-19　玉米根尖纵切详图，示不活动区

许多关于原分生组织的研究发现，在根尖分生区的最远端有一团细胞有丝分裂的频率低于周围的细胞，有的细胞有丝分裂处于停止状态。因此认为根中具有不活动中心(图 7-19)。在胚根和幼小侧根原基时期，没有不活动中心；在较老根中，出现不活动中心，有丝分裂活跃的原始细胞位于不活动中心的周围，只有在辐射或手术处理使根损伤、除去根冠或冷冻引起休眠再恢复时，才能重新使这部分细胞进行分裂。大量研究表明，不活动中心是不断变动的，可以随发育进程出现、增大、变小，是一群不断更新的细胞群，同时还是细胞分裂素等激素合成的地方。

3. 伸长区　伸长区细胞来源于分生区的初生分生组织，细胞多已停止分裂，突出的特点是细胞显著伸长，液泡化程度加强，体积增大并开始显著分化。最早的筛管和环纹导管，往往在伸长区开始出现。根尖的伸长主要是由于伸长区细胞的延伸，使得根尖不断向土壤深处推进。

4. 成熟区　成熟区由伸长区细胞继续分化形成，该区的各部分细胞停止伸长，分化出各种成熟组织。表皮细胞膜通常向外突出产生根毛，因此又称根毛区。根毛呈管状，核和部分细胞质移到了管状根毛的末端，细胞质沿壁分布，中央为一大的液泡(图 7-20)。根毛的生长速度快，数目多，每平方毫米可达数百根，如玉米约为 425 根，根毛的存在扩大了根的吸收表面。根毛的寿命很短，一般 10～20 天死亡，表皮细胞也同时随之死亡。随根尖的生长，根毛区不断进入土壤中新的区域，使根毛区能够更换环境，利于根的吸收。

(二)根的初生生长和初生结构

根尖的成熟区已分化形成各种成熟组织,这些组织是由顶端分生组织的细胞,经分裂、生长、分化直接形成的结构,被称为根的初生结构,这种由顶端分生组织的活动所进行的生长称为初生生长。初生生长只表现出根的长长。在根尖的根毛区作横切面,可观察根的初生结构,由外而内可分为:表皮、皮层和维管柱三个部分(图7-21)。

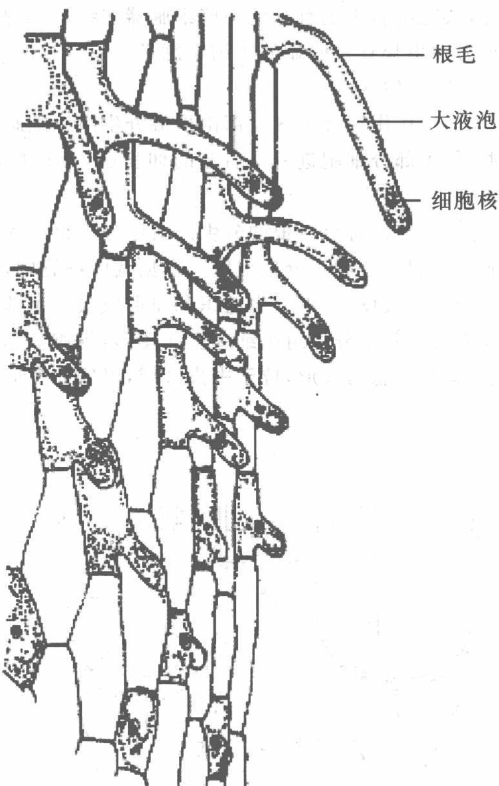


图 7-20　根毛发生过程

1.表皮　表皮是根最外面的一层细胞,来源于原表皮,从横切面上观察,细胞为砖形,排列整齐紧密,无胞间隙,外切向壁上具有薄的角质膜,壁仍表现为全透性。有些表皮细胞特化形成根毛,具有吸收功能。

在热带某些附生的兰科植物的气生根上可以看到根被,即复表皮,由几层细胞构成。根被由表皮原始细胞衍生,是一种保护组织,可以减少气生根水分的丧失。

2.皮层　表皮之内,维管柱之外的多层薄壁细胞为皮层,来源于基本分生组织,细胞较大并高度液泡化,排列疏松,有明显的胞间隙。如果在表皮之下有一到几层细胞,排列紧密,没有胞间隙,叫外皮层,但很多植物根的外皮层不明显。

皮层的最内一层细胞叫内皮层(图 7-21,22),细胞排列整齐而紧密,在细胞的上、下壁和径向壁上,常有木质化和栓质化的加厚,呈带状环绕细胞一周,称凯氏带。在横切面上,凯氏带在相邻细胞的径向壁上呈点状,叫凯氏点。电子显微镜的观察表明,在凯氏带处内皮层细胞膜较厚,并紧紧与凯氏带联在一起,即使质壁分离时两者也结合紧密不分离。凯氏带不透水也不透矿质离子,并与质膜紧密结合在一起,阻止了水分和矿物质通过内皮层的壁进入内部,水及溶解在其中的物质只能通过内皮层细胞的原生质体进入维管柱,因而接受选择。凯氏带既将有害物质挡在了内皮层以外,也同时也确保了有用物质不能离开植物体。

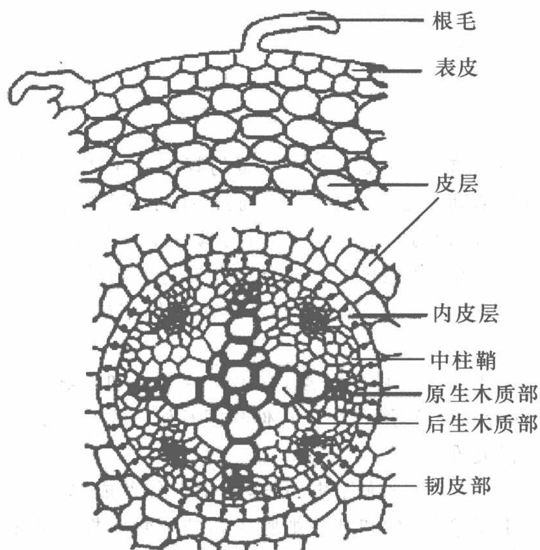
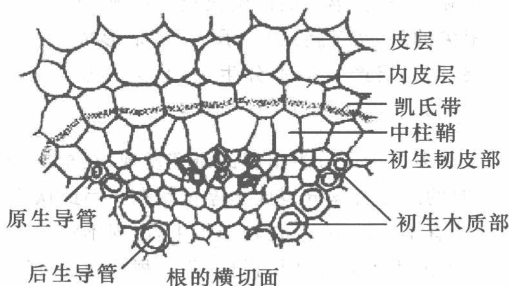


图 7-21　双子叶植物幼根初生结构模式图



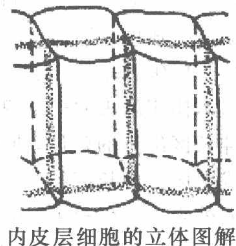


图 7-22　内皮层结构

一般具有次生生长的双子叶植物、裸子植物的内皮层常停留在凯氏带状态，细胞壁不再继续增厚；而大多数的单子叶植物和部分的双子叶植物，其内皮层细胞壁在发育的早期为凯氏带形式，以后进一步发育形成五面加厚的细胞，即内皮层细胞的上、下壁，左、右径向壁和内切向壁全面加厚，在横切面上内皮层细胞壁呈马蹄形，如玉米(图 7-25)、水稻、小麦、鸢尾等单子叶植物的根；在细胞壁增厚的内皮层中留有薄壁的通道细胞，并正对原生木质部的脊，以此控制物质的转运。个别植物有六面加厚的情况，即内皮层的细胞壁全面加厚，如毛茛(图 7-23)。

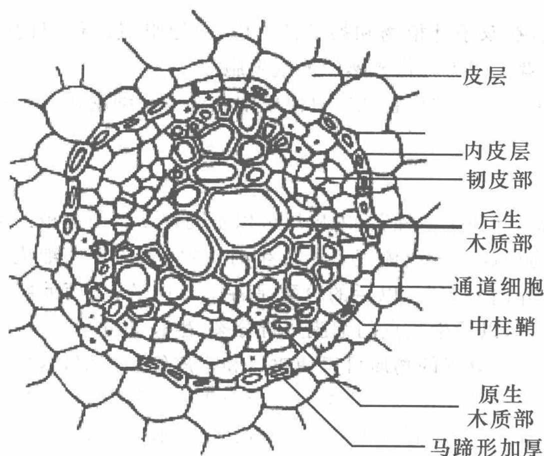


图 7-23　毛茛根横切

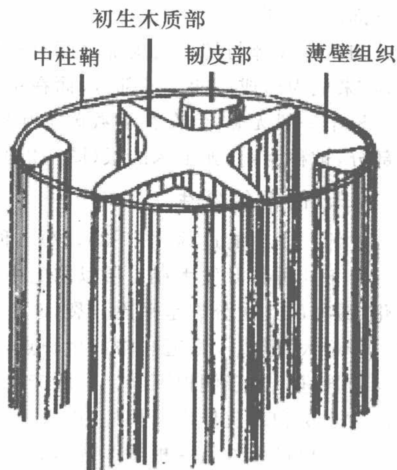


图 7-24　根的维管柱初生结构的立体图解

3. 维管柱　维管柱亦称中柱，来源于初生分生组织的原形成层，位于根的中央部分，由中柱鞘和维管组织构成。初生维管组织由初生木质部和初生韧皮部构成，如图 7-21,23,24,25。

(1)中柱鞘　紧接内皮层细胞之下的一层薄壁细胞是中柱鞘，偶有两层或多层细胞的情况。其细胞排列整齐，分化程度比较低，属于 G_0 期细胞，可以脱分化恢复分裂的能力，与以后维管形成层、木栓形成层、不定芽、不定根和侧根的发生有关。

(2)初生木质部　维管柱的中央部分为初生木质部，呈星芒状，脊状突起一直延伸到中柱鞘。细胞组成主要为导管和管胞，少有木纤维和木薄壁细胞。

一般在初生木质部外侧的管状分子孔径小，多为环纹和螺纹导管，而中央部分孔径大，多为梯纹、网纹和孔纹导管。外侧管状分子的孔径小，是由于在木质化发育过程中更早发育成熟，故称原生木质部；而中央部分管状分子的孔径大，是由于发育生长的时间更长，成熟和死亡更晚，所以被称为后生木质部。像初生木质部分子这样，由外向内渐次成熟的发育方式称为外始式发育。初生木质部的这种结构和发育方式与根的吸收与输导功能相一致：在发育的早期，原生木质部细胞分化成熟，同时根的这个区域仍在生长，螺纹和环纹导管可以随之拉伸以适应生长的需要；此时根毛细胞数目比较少，吸收的物质也少，导管孔径小也能满足其输导的要求；位于外侧的原生木质部，可以使根表皮吸收来的物质通过短距离的横向运输，就能到达导管而运输到地上部分。随着根的进一步生长发育，伸长生长停止，根毛发育充分，大量吸收水分和无机盐，这时后生木质部的粗大导管已经成熟以满足根的输导要求。

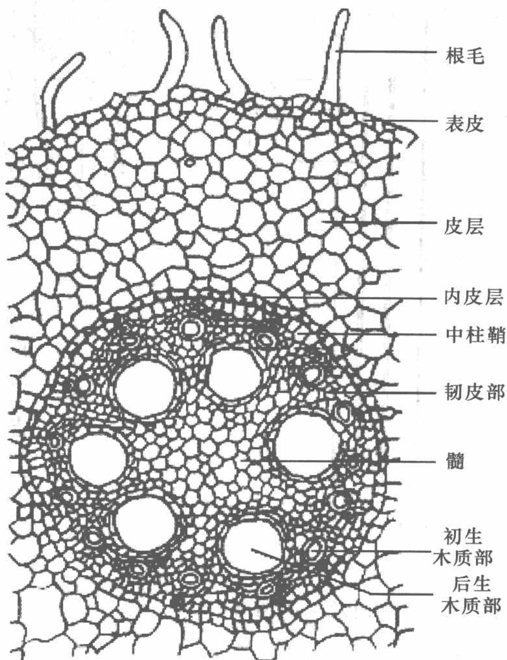


图 7-25　玉米根的横切面

在根的横切面上，木质部表现出不同的辐射棱角，称木质部脊，脊的数目决定原型，依脊的数目将根分为二原型、三原型、四原型、五原型、六原型和多原型。一般双子叶植物根的木质部脊的数目比较少，而单子叶植物根中木质部脊数都在六或六个以上，故为多原型。脊数的多少可能和体内生长素的高低有关。

(3)初生韧皮部　初生韧皮部位于木质部两脊之间，与初生木质部相间排列，因此其数目与木质部脊数相同。其组成成分主要是筛管与伴胞，亦有少数韧皮薄壁细胞，有些植物中还含有韧皮纤维。初生韧皮部的发育方式与初生木质部一样，也是外始式发育；原生韧皮部在外，后生韧皮部在内，但原生韧皮部与后生韧皮部区别不明显。

初生木质部与初生韧皮部之间有一层到几层细胞，在双子叶植物和裸子植物中，是原形成层保留的细胞，将来成为形成层的组成部分；而在单子叶植物中两者之间为分化成熟的薄壁细胞。

根中一般无髓，但在大多数单子叶植物和少数双子叶植物的维管柱中以薄壁细胞或厚壁细胞构成其中心部分，被称为髓，如玉米的根(图 7-25)。

(三)侧根的发生

1.侧根发生的过程(图 7-26,27)　种子植物的侧根，起源于中柱鞘，内皮层可以不同程度参与侧根的形成。由于这种起源发生在皮层以内的中柱鞘，故被称为内起源。当侧根开始发生时，中柱鞘的某些细胞脱分化；最初的几次分裂是平周分裂，使细胞的层数增加并向外突起，以后的分裂是各个方向的，从而使突起进一步增大，形成了根冠和根的生长点，这就是侧根原基，以后生长点的细胞进行分裂、生长和分化，侧根不断向前推进。由于侧根不断生长所产生的机械压力和根冠分泌的物质可以使皮层和表皮细胞溶解，这样侧根穿过皮层和表皮伸出母根外，进入土壤，其维管组织与母根相连接。侧根原基形成于根毛区，但穿过皮层和表皮伸出母根外是在根毛区的后方，这样不会由于侧根的形成而破坏根毛，影响根的吸收功能。

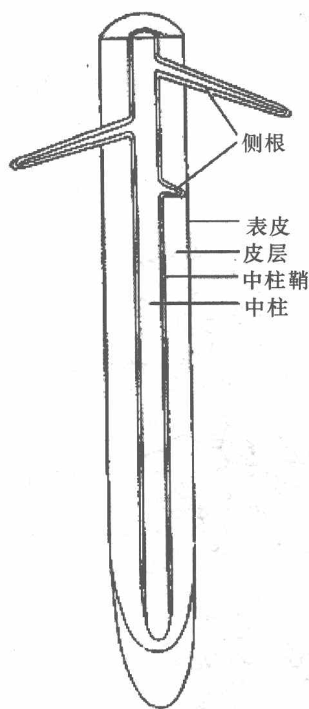


图 7-26　侧根发生的图解

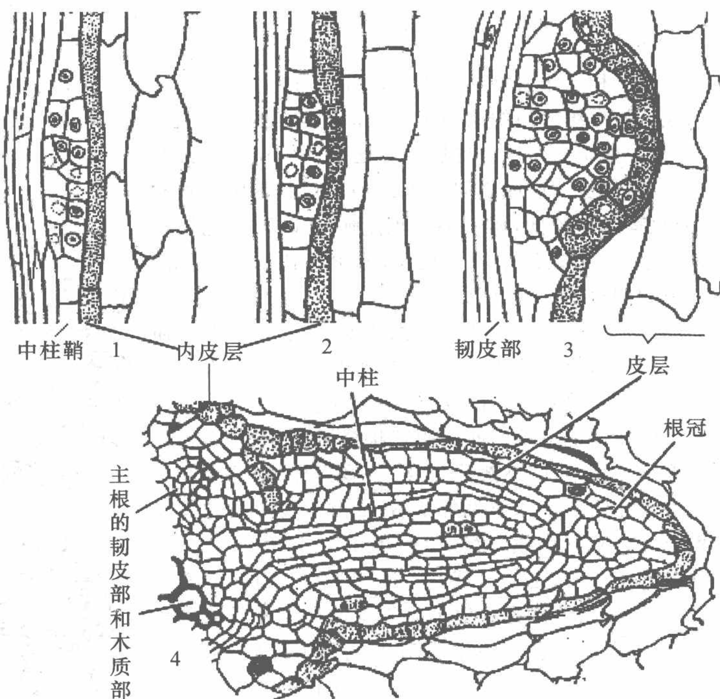


图 7-27　胡萝卜侧根发生的顺序(1～4)

2.侧根发生的位置　侧根在母根组织中的位置，在同一种植物中常常是稳定的，这与中柱鞘细胞有一定的关系。不是所有的中柱鞘细胞都能产生侧根，在二原型根中，侧根在韧皮部与木质部之间产生；在三原型和四原型根中，侧根的发生在木质部脊的位置；而在多原型根中侧根的发生正对着韧皮部(图 7-28)。

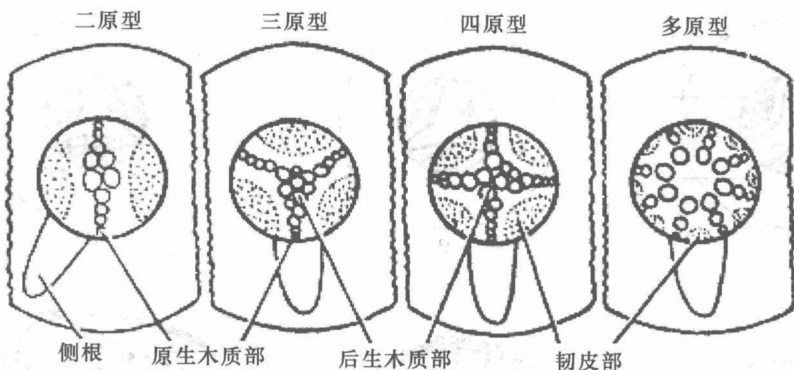


图 7-28 不同原型的根中，侧根发生位置的图解

三、根的次生生长与次生结构

根的次生生长是根的侧生分生组织活动的结果。侧生分生组织一般分为两类：维管形成层和木栓形成层。维管形成层产生次生维管组织，木栓形成层形成周皮，结果使根加粗。一般单子叶植物和一年生草本双子叶植物的根只有初生生长，没有次生生长；而裸子植物和木本双子叶植物的根，在初生生长结束后，经过次生生长，形成次生结构。根的次生生长只表现为根的长粗。

(一)维管形成层的产生与活动

根的维管形成层首先产生于根的初生木质部和初生韧皮部之间保留的一层原形成层细胞，它们恢复分裂能力，进行平周分裂。因此开始时，维管形成层呈条状，几原型的根即有几条，如在四原型的根中就有四条维管形成层。由木质部凹陷处向两侧直至脊处的部分细胞先后恢复分裂能力，最后位于木质部脊处的中柱鞘细胞也脱分化，参与形成层的形成，使条状的维管形成层片段相互连接成一圈，完全包围了中央的木质部，最终成了形成层环。最初的形成层环形状与初生木质部相似，以后由于位于韧皮部内侧的那部分维管形成层产生早，分裂快，所产生的次生木质部的细胞数量多，把凹陷处的形成层环向外推移，使整个形成层环最终成为一个圆环(图 7-29)。实际上，维管形成层只有一层细胞，只是因为刚分裂产生的新细胞分化程度不高，因而似乎有多层扁平的细胞组成的“形成层区”。

维管形成层出现后，主要进行平周分裂。向内分裂形成次生木质部，加在初生木质部外方；向外分裂产生次生韧皮部，加在初生韧皮部内方，两者合称次生维管组织。由于这一组织是由维管形成层活动产生的，区别于顶端分生组织形成的初生结构而被称为次生结构。多数植物形成层活动产生的次生木质部数量远远多于次生韧皮部，因此在横切面上次生木质部所占比例要比次生韧皮部大得多。形成层细胞除进行平周分裂外，还有少量的垂周分裂，增加本身细胞数目，使圆周扩大，以适应根的增粗。

(二)木栓形成层的产生与活动

维管形成层的活动使根长粗，中柱鞘以外的成熟组织被破坏，这时根的中柱鞘细胞恢复分裂能力，形成木栓形成层。有些植物和多年生草本植物的木栓形成层可在皮层发生。木栓形成层进行平周分裂，向外分裂产生木栓层，向内分裂产生栓内层，三者共同组成周皮，代替外皮层起保护作用，为次生保护组织。木栓层细胞成熟时为死细胞，壁栓质化，不透水，不透气，细胞排列紧密，使外方的组织营养断绝而死亡。

根中最早形成的木栓形成层起源于中柱鞘细胞，但木栓形成层是有一定寿命的，活动一年或几年后停止活动，新的木栓形成层在周皮以内起源，并逐渐向内推移，最终可由次生韧皮部薄壁细胞脱分化形成木栓形成层。

(三)根的次生结构

根的维管形成层与木栓形成层的活动形成了根的次生结构(图 7-30)。主要包括周皮、次生韧皮部、次生木质部、维管形成层和维管射线。在根的次生结构中，最外侧是起保护作用的周皮。在被子植物中，次生木质部的细胞组成为导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞，导管大多是梯纹、网纹和孔纹的；次生韧皮部呈连续的筒状，其组成为筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞，这时初生韧皮部只含有纤维和贮藏薄壁细胞，老的

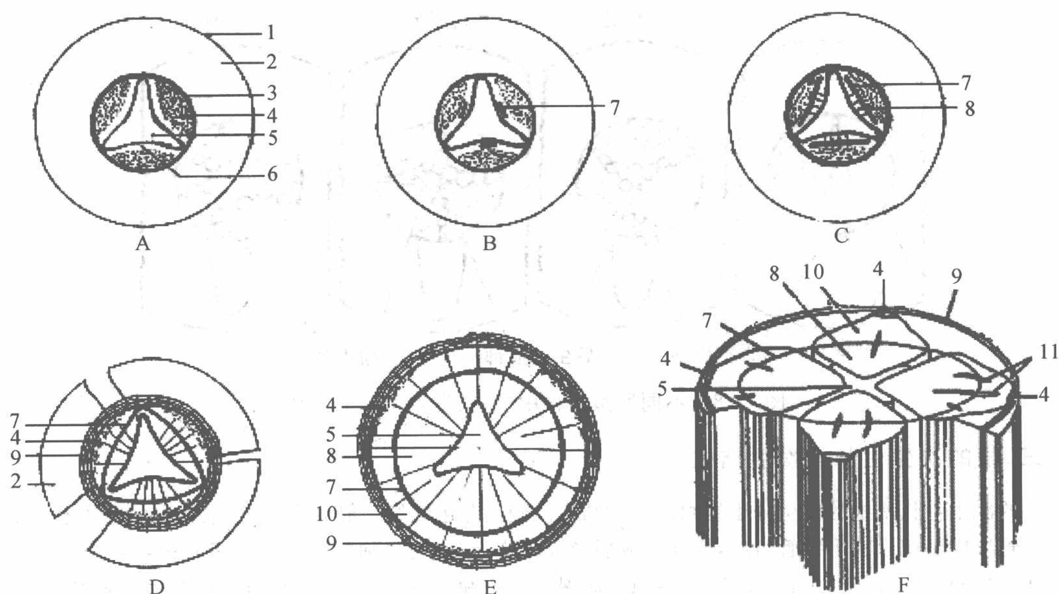


图 7-29 ABCDE 为三原型根的次生生长过程模式图；F 为四原型根的次生结构立体图解
A. 初生结构 B. 维管形成层开始发生 C. 维管形成层继续发生和产生部分次生结构
D. 维管形成层环形成，中柱增粗，皮层和表皮部分裂开和脱落，木栓形成层发生 E. 次生结构
1. 表皮 2. 皮层 3. 中柱鞘 4. 初生韧皮部 5. 初生木质部 6. 原形成层 7. 维管形成层
8. 次生木质部 9. 周皮 10. 次生韧皮部 11. 维管射线

筛管已被挤毁。在次生结构中，出现了维管射线，为径向排列的薄壁细胞，起横向运输的作用。维管射线在木质部的部分称木射线，在韧皮部的部分称韧皮射线。在相邻两个维管束之间是薄壁的髓射线。

综上所述，根的生长和结构可归纳为图7-31。

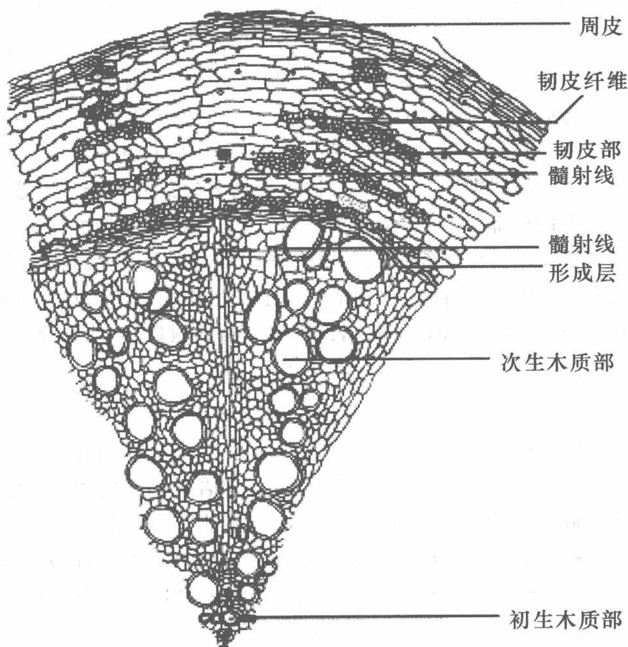


图 7-30 棉老根的次生结构

四、根瘤和菌根

种子植物的根与土壤中的微生物有着密切的关系，两者形成特定的结构，彼此互利并建立起共生的关系。根中的共生现象有两种，根瘤和菌根。

(一)根瘤

根瘤是植物地下部分的瘤状突起，在豆科植物中发现较多，是土壤中的根瘤菌侵入到根内而产生的共生体。根瘤的形成和大小因为植物种类不同而形态各异。

1. 共生菌的主要类群 共生菌有根瘤菌和放线菌的固氮菌，前者与豆科植物共生，后者能与非豆科植物共生，如木麻黄、罗汉松和杨梅等一百多种植物。

2. 根瘤的形成过程 根瘤菌是一群具有固氮能力的短小杆菌，群集生活在根毛周围，能穿过根毛细胞的细胞壁而进入根毛之内，然后沿根毛向内侵入到皮层，根瘤菌的分泌物刺激皮层细胞进行迅速分裂，使皮

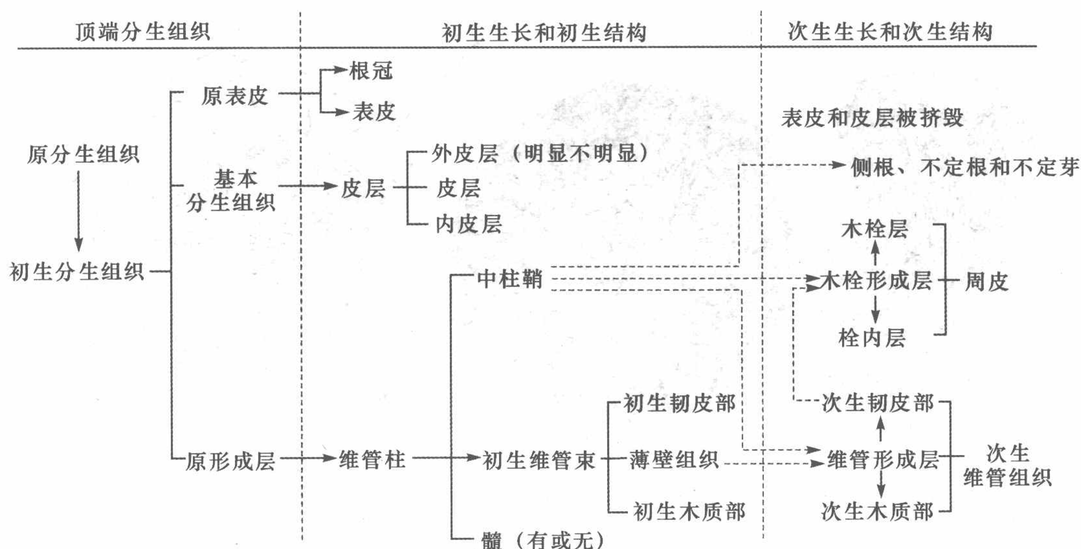


图 7-31　根的结构的发育来源图解

层细胞数目增多，体积增大。与此同时根瘤菌在皮层的薄壁细胞内大量繁殖，使中央的细胞充满根瘤菌，结果在根的表面形成了瘤状突起(图 7-32)。

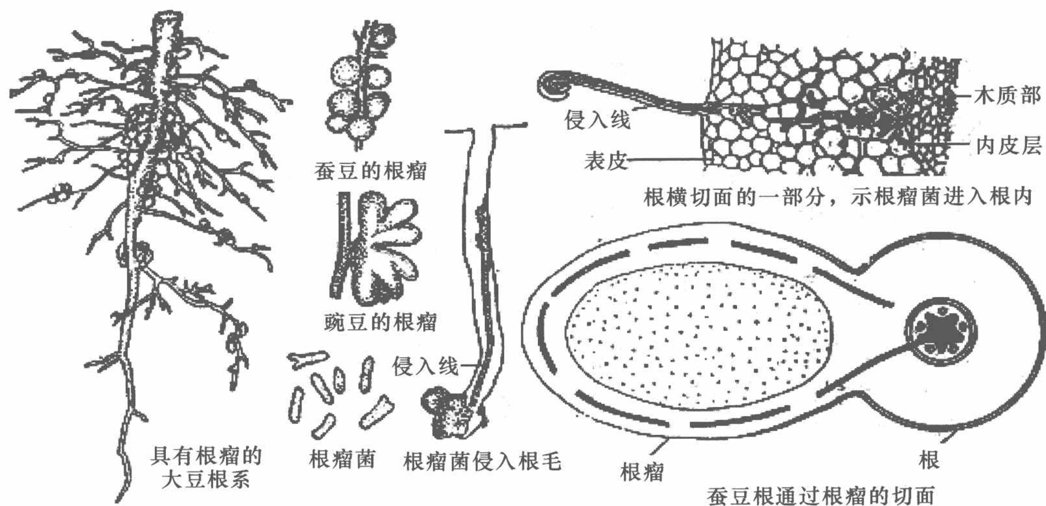


图 7-32　根瘤菌与根瘤

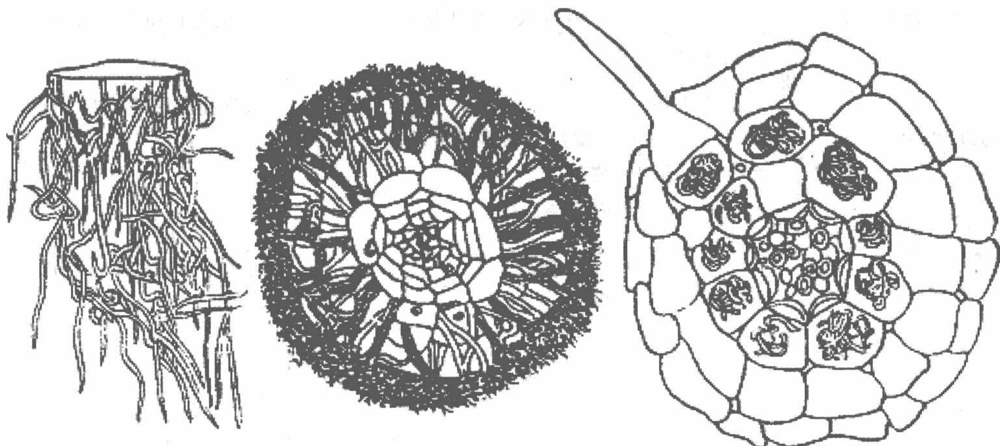
根瘤菌的最大特点是具有固氮作用，根瘤菌中的固氮酶能将空气中的 N_2 转变为氨，供给植物生长发育的需要，同时也可以从根的皮层细胞中吸收其生长发育所需的水分和养料。由于根瘤菌可以分泌一些含氮物质到土壤中或有一些根瘤本身自根部脱落，可以增加土壤肥力为其他植物所利用。不过根瘤菌和豆科植物的共生是有选择的，例如大豆根只能与大豆根瘤菌共生而形成根瘤。

（二）菌根

1.菌根的主要类型　菌根为植物与土壤中的真菌形成的共生体，菌根主要有两种类型，即外生菌根和内生菌根。如图 7-33。

(1)外生菌根　其菌丝不能进入根的细胞中，可以在根的表面形成菌丝体包在幼根的表面，或穿入皮层细胞的胞间隙中，以菌丝代替了根毛的功能，增加了根系的吸收面积，如云杉、松和山毛榉等植物的根上常有外生菌根。

(2)内生菌根　其菌丝通过细胞壁，进入到表皮和皮层细胞内形成丛枝状的分支，加强吸收机能，促进



栎的外菌根外形　　松外菌根横切面结构　　小麦内菌根横切面结构

图 7-33　菌根

根内的物质运输，如柑橘、核桃、桑、杨树和兰科植物的根上具有内生菌根。除上述两类菌根外，也有内外兼生的菌根，即菌丝不仅包在幼根表面同时也深入到细胞中，称内外生菌根，如苹果、银白杨和柳等。

2.菌根的主要作用　真菌与高等植物共生，能够加强根的吸收能力，把菌丝吸收的水分、无机盐等供给绿色植物使用，以帮助植物生长；同时还能产生植物激素和维生素 B 等刺激根系的发育，分泌水解酶类，促进根周围有机物的分解，从而对高等植物的生长发育有积极作用，而高等植物把它所制造的糖类及氨基酸等有机养料提供给真菌，以满足真菌生长发育的需要。

五、根的功能

根是在长期进化过程中适应陆地生活发展起来的器官，它具有吸收水肥、固着和支持、合成、贮藏和繁殖等功能。根最重要的功能就是主要由根毛和幼嫩的表皮从土壤中吸收水分和溶解在水中的各种营养物质，包括土壤中的水和多种无机离子，以及氨基酸、蔗糖、某些抗生素和维生素等有机物。然后通过根尖成熟区及其以上部位的木质部运往植物的地上部分。庞大的根系将植物体固着在土壤中，使茎叶系统能立于地表之上以最大的可能吸收太阳光。根能合成许多重要有机物质，如多种氨基酸、植物激素、植物碱等，这些物质可通过韧皮部运往植物体的地上部分并供生长发育所用。根的薄壁组织发达，是贮藏物质的场所，如甘薯、甜菜、萝卜、胡萝卜等的根特别肥大，肉质化，成为贮藏有机物质的贮藏器官。有的植物根能产生不定芽并发育成新的植株。

六、根的变态

前面介绍了根的一般结构和功能，但很多植物的根在长期发展过程中，其形态及功能发生了变化，这种变化可以遗传给下一代，并已成为这种植物的鉴别特征，这就是变态。根的变态主要有以下几种类型。

（一）贮藏根

贮藏根的主要功能是贮藏大量的营养物质，因此其根常肉质化，根据来源不同而被分为肉质直根和块根两大类。

1.肉质直根　肉质直根主要由主根发育而成(图 7-34)。一棵植株上只有一个肥大的直根，常常还包括下胚轴和节间极度缩短的茎。茎上着生有许多叶子，具有侧根的部分即为主根，无侧根的部分由下胚轴发育，如胡萝卜、萝卜、甜菜和人参等的肉质直根，它们在外形上极为相似，但加粗的方式和贮藏组织的来源却不同。胡萝卜根的增粗主要是由于维管形成层活动产生了大量的次生韧皮部，其内发达的薄壁组织贮藏了大量的营养物质。萝卜根的增粗主要是产生了大量次生木质部的缘故，木质部中有大量的薄壁组织贮藏了营养物质。甜菜根的增粗是一种异常生长的状态，在正常的形成层之外，来源于中柱鞘和韧皮部的同心圆排列的形成层向内、向外分别产生木质部和韧皮部，其中含有大量的薄壁组织。

2. 块根　块根和肉质直根不同，主要由侧根和不定根发育形成，因此在一株植物上可以形成许多块根。块根的形状不规则，其膨大的原因多为异常生长所致。

（二）气生根

通常根生活在土壤中，但有些植物的根却生活在地面以上的空气中，广义的气生根包括了所有生活在空气中的不定根。常见的有下列几种类型。

1. 支柱根　支柱根主要是一种支持结构，可以伸入土壤起支持作用。小型的支柱根常见于玉米等禾本科植物；较大的支柱根可见于榕树。

2. 攀援根　有些植物的茎细长柔软不能直立，如常春藤、凌霄花和络石等，其上生有无数很短的不定根，能分泌黏液，以此固着于他物之上并向上生长，这种根就是攀援根。

3. 呼吸根　呼吸根存在于一部分生长在沼泽或热带海滩地带的植物，如水松和红树林等，由于生在泥水中，呼吸十分困难，因而有部分根垂直向上生长，进入空气中进行呼吸。呼吸根中常有发达的通气组织。

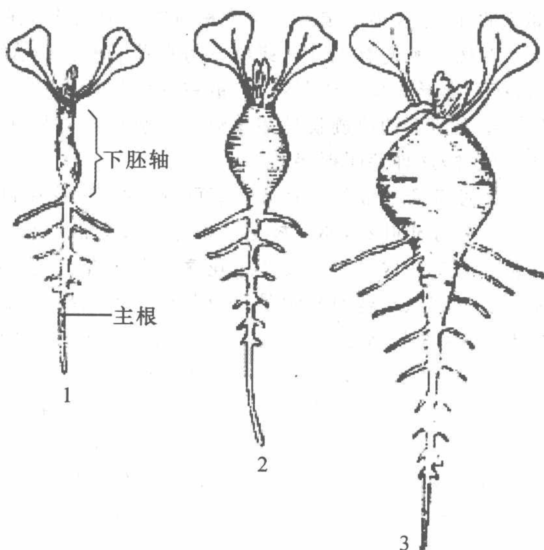


图 7-34　肉质直根的发育过程
（1～3 为发育顺序）

4. 寄生根　寄生根也称吸器，是寄生于寄主植物茎上而发育成的不定根，可以伸入寄主体内，与寄主的维管组织相连通，吸取寄主的养料和水分供本身生长发育的需要，如菟丝子的寄生根。

第四节　茎

茎一般生长在地面以上（也有些生于地下或水中），是连接叶和根的轴状结构，其上着生有叶，是植物的营养器官之一，地上部分的生态环境相对变化较大，因而茎的形态结构比根复杂。

一、茎的基本形态

（一）茎的外形

茎是植物地上部分的轴，其上着生叶、花和果实。着生叶和芽的茎称为枝或枝条（图 7-35）。从茎的质地上看，茎内含木质成分少的叫草本植物，而木质化程度高的植物茎往往长得十分高大，称木本植物。

茎上着生叶和侧芽的位置叫节，两节之间的部分为节间。茎上的叶子脱落后留下的痕迹叫叶痕；在叶痕内，还可以看到叶柄和茎内维管束断离后留下的痕迹，称维管束痕，简称束痕。同样将小枝脱落在茎上的痕迹叫枝痕。有些植物茎上还可以见到芽鳞痕，这是鳞芽春季发育时，其外的鳞片脱落后留下的痕迹，可见具有鳞芽的枝每年都会增加一个芽鳞痕，图 7-35 所示这一枝已有 2 年了。有的植物茎表面可以见到形状各异的裂缝，这是茎上的皮孔，是植物茎气体交换的通道；皮孔的形态、大小与分布等，也因植物不同而异。

（二）芽的类型

芽是幼态未伸展的枝、花或花序，也就是枝、花或花序尚未发育的雏体。芽包括茎尖分生组织及其外围附属物。

1. 按芽在茎上的位置分　芽可以分为顶芽和腋芽。一般生在主干或侧枝顶端的芽叫顶芽，着生在叶腋处的叫腋芽，也称侧芽。大多数植物的叶腋内只有一个腋芽，但也有的植物叶腋内可以生长两个以上的芽，一般将中间先生的一个芽称为腋芽，其他的芽称为副芽，如洋槐有一个副芽，而桃和皂荚有两个副芽。有些植物如悬铃木的侧芽为庞大的叶柄基部所覆盖，叫做柄下芽，这种芽直到叶子脱落后才显露出来。

另外还有许多芽不是生长在枝顶或叶腋内，而是生长在茎的节间、老茎、根或叶子，这些没有固定着生

部位的芽，被称为不定芽。与此相对应常把顶芽和腋芽称为定芽。

2. 按芽鳞的有无分　芽可分为裸芽和鳞芽。大多数生长在温带的木本植物，芽外部形成鳞片或芽鳞，包被在芽的外面保护幼芽越冬，称鳞芽；鳞片脱落后在茎上留下的痕迹就是芽鳞痕。一般草本植物和有些木本植物的芽外没有芽鳞包被，这种芽叫裸芽。

3. 按芽所形成的器官分　芽可分为叶芽、花芽和混合芽（图 7-36）。发育成茎和叶的芽叫叶芽，亦称枝芽。枝芽是枝条的原始体，由生长锥、叶原基、幼叶和腋芽原基构成。发育成花或花序的芽为花芽，花芽是花的原始体，由花萼原基、花瓣原基、雄蕊原基和雌蕊原基构成。如果一个芽发育后既生枝叶又有花的形成，这种芽称为混合芽。混合芽是枝和花的原始体，丁香、苹果在春天既开花又长叶，几乎同时进行，是混合芽活动的结果。

4. 按芽的生理状态分　芽又可分为活动芽和休眠芽。活动芽在当年可以发育形成新枝、新叶、花和花序。一般一年生草本植物的芽都是活动芽，而多年生木本植物通常只有顶芽和顶芽附近的侧芽发育为活动芽，而下部的叶芽平时不活动，始终以芽的形式存在，称为休眠芽。休眠芽可以在顶芽受到损害、生长受阻后开始发育，也可以在来年春季时发育，还有的在植物一生中都保持休眠的状态。

（三）茎的生长习性和分支

1. 茎的生长习性　茎的生长方向与根相反，是背地性的，一般竖直向上生长，这种直立茎是茎的普通形式，但不同植物的茎在长期的进化过程中，有各自的习性以适应外界环境，使叶在空间展开，尽可能充分接受阳光制造有机物，因此根据其生长习性的不同，除直立茎外，还可分为攀援茎、缠绕茎和匍匐茎三类。

有些植物的茎细长柔软而不能直立，必须利用一些变态器官如卷须、吸盘攀援于其他物体之上才能向上生长，如丝瓜、葡萄、豌豆、爬山虎等，这样的茎叫攀援茎。缠绕茎也是细长柔软的茎，与攀援茎不同的是它们以茎本身缠绕于其他支柱物上生长，不形成特殊的攀援器官，如牵牛、紫藤等的茎。具有攀援茎和缠绕茎的植物统称为藤本植物。还有些植物的茎是平卧在地面上蔓延生长的，如果茎节上没有不定根的，这种茎叫平卧茎；如果茎节上生有不定根的，则称为匍匐茎，匍匐茎节间长，如草莓、甘薯等。

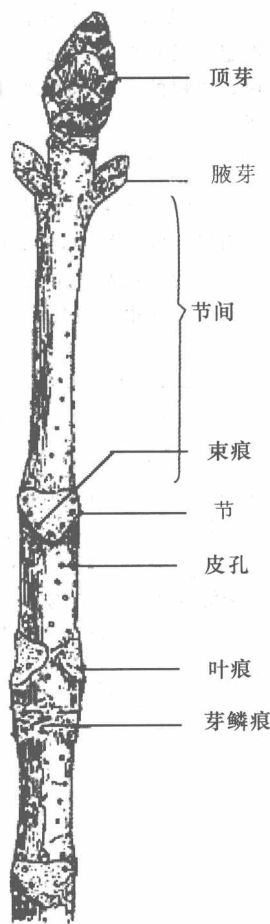


图 7-35　山毛榉的枝条

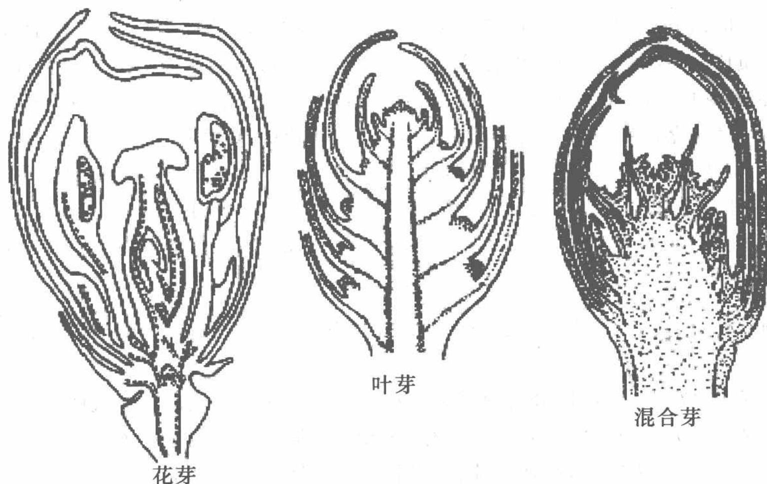


图 7-36　芽的类型

2. 茎的分支　分支是植物茎生长时普遍存在的现象，每种植物有一定的分支方式，种子植物常见的有单轴分支和合轴分支两种(图 7-37)。

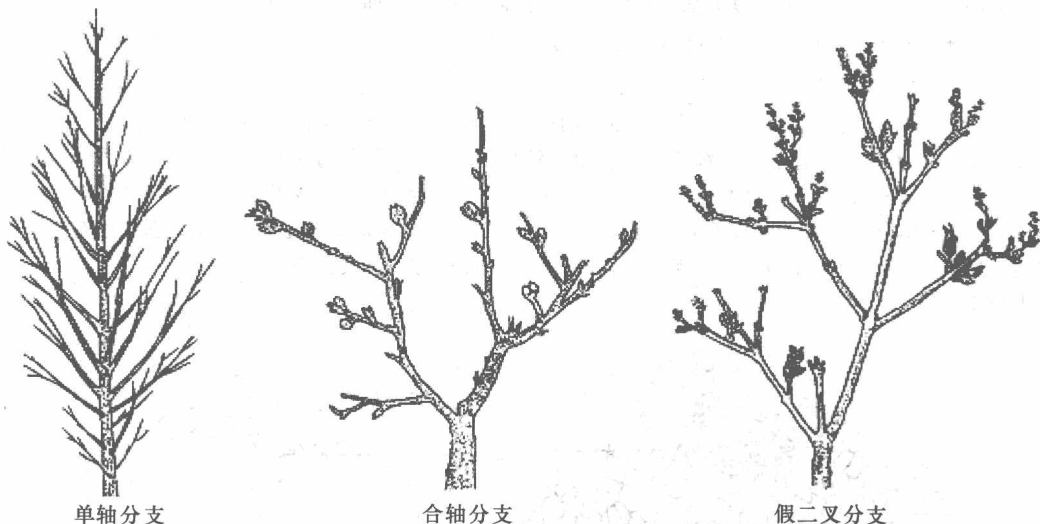


图 7-37　茎的分支

(1)单轴分支　具有明显的顶端优势，由顶芽不断向上生长形成主轴，侧芽发育形成侧枝，侧枝又以同样的方式形成次级侧枝，但主轴的生长明显并占绝对优势，裸子植物和一些被子植物如杨树等的分支方式为单轴分支。

(2)合轴分支　没有明显的顶端优势，顶芽只活动很短的一段时间后便死亡或生长极为缓慢，紧邻下方的侧芽开放长出新枝，代替原来的主轴向上生长，生长一段时间后又被下方的侧芽所取代，如此更迭，使树冠呈开展状态，更利于通风透光，大部分被子植物是这样的分支方式。假二叉分支是合轴分支的一种特殊形式，在丁香等对生叶序的植物中，顶芽下对生的两个侧芽发展成两个相同外形的分支，从外表上看与苔藓、蕨类植物的二叉分支相似，因此叫假二叉分支(图 7-37)。合轴分支与假二叉分支是较为进化的分支方式。

(3)分蘖　分蘖是禾本科植物如小麦、水稻(图 7-38)等的特殊分支方式。它们的分支方式与上述两种不同，其上部茎节上很少产生分支，而分支集中发生在接近地面或地面以下的茎节上，并且每个分支的基部同时都会长出许多的不定根，这种分支称为分蘖，这段茎节称为分蘖节。

分蘖节包括了几个节和节间，节与节间密集在一起，里面贮有丰富的有机养料，能在此产生腋芽和不定根，由腋芽形成的分支称为分蘖，分蘖上又可以产生新的分蘖。

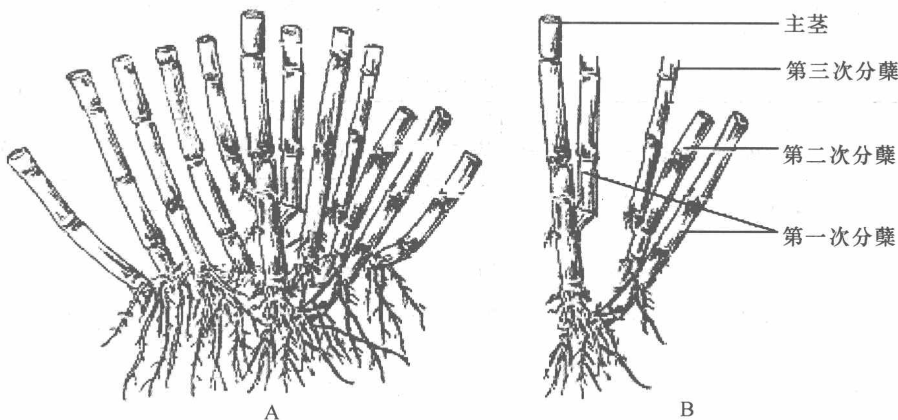


图 7-38　水稻植株基部(A)，示分蘖顺序(B)

二、茎的发育

茎尖在茎的顶端，其结构和根尖基本相同，都具有顶端分生区、伸长区和成熟区，但它的顶端分生区外面没有类似根冠的结构，而由许多幼叶紧紧包住，起保护作用。

(一)茎顶端分生组织

茎的顶端分生组织位于茎的最顶端，由顶端的原分生组织和由它衍生而来的初生分生组织构成。

1.原套一原体学说　有不少解释顶端分生组织结构的学说，目前普遍接受的是原套—原体学说。这一学说是史密特(A. Schmidt)于1924年提出的，他认为：在被子植物中，茎尖顶端原分生组织的外部由一层至几层排列整齐的细胞组成，只进行垂周分裂，仅增加表面积而不能增加细胞层数，称为原套。原套之内为一团细胞，可以进行各个方向的分裂，不断增加体积而使茎的顶端扩大，被称为原体(图7-39)。原套原体属于原分生组织。

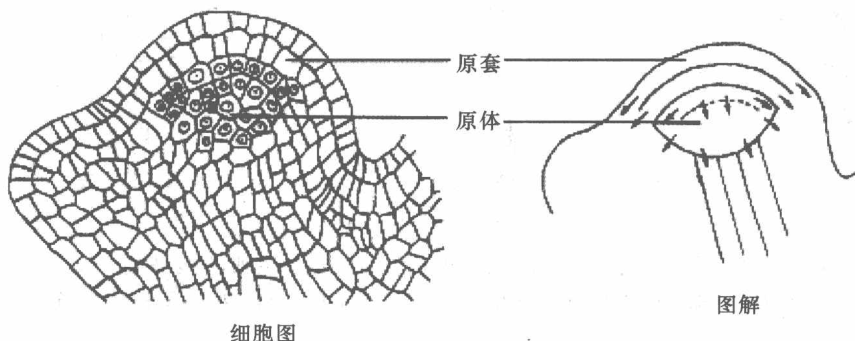


图7-39　茎尖的纵切面

原套一原体学说对于多数裸子植物来说是不适用的，因此1938年福斯特(A. Foster)根据对银杏茎尖的研究，提出了“细胞学分区”的概念。

1868年韩士汀(J. von Hanstein)提出了“组织原学说”，认为被子植物茎端的原分生组织存在三个组织区(表皮原、皮层原和中柱原)，分别发育成初生分生组织的三个区(原表皮、基本分生组织和原形成层)，进一步发展成为茎的成熟组织。后来发现这一理论不适用于茎尖的发育，对于根尖的发育比较适用，见图7-17。

2.原分生组织产生初生分生组织　茎尖的原分生组织细胞没有任何分化，通过持久的不断分裂，向下产生的新细胞即为初生分生组织细胞。初生分生组织细胞一面继续分裂，一面开始长大分化，形成原表皮、基本分生组织和原形成层，见图7-40。初生分生组织细胞一边进行分裂，一边分化，一边伸长，在茎的外形上表现出迅速伸长，逐渐向成熟区过渡。以后细胞的体积长大基本停止，完成各种成熟分化，形成茎的初生结构。

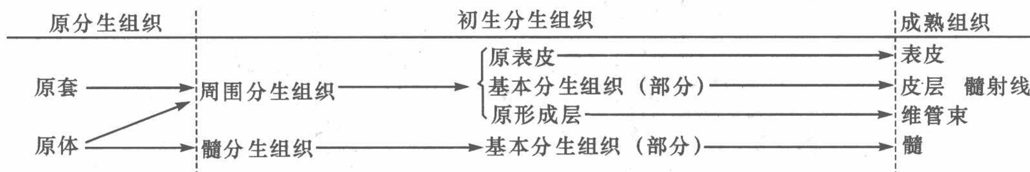


图7-40　茎结构的发育来源图解

茎的初生生长包括顶端生长和居间生长两种方式。前者是顶端分生组织活动的结果，后者是居间分生组织活动的结果。

(二)叶和芽的起源

叶和芽是由叶原基和芽原基逐步发育而成的。叶原基和芽原基起源于茎的顶端分生组织，在裸子植物和大多数被子植物中，顶端分生组织表面的第二层或第三层细胞平周分裂，在某些单子叶植物中由顶端分

生组织的表层细胞平周分裂，形成叶原基和芽原基。芽原基具有和原来茎端一样的顶端分生组织。叶原基和芽原基在开始发生时没有什么区别，一般腋芽原基的发生晚于叶原基，常在离开茎尖一段距离后发生。

叶原基和芽原基在顶端分生组织的表面发生，这种起源方式叫做外起源（图 7-41）。芽原基也可以在植物的其他部位产生，这种不在茎顶端或叶腋产生的芽统称为不定芽。不定芽的发生与一般顶端分生组织无直接的关系，它可以发生在插条或近伤口的愈伤组织、形成层或中柱鞘，甚至在表皮上，因而可分为外生的和内生的两种；不定芽发生的部位可以是根、茎、下胚轴，还可以是叶。

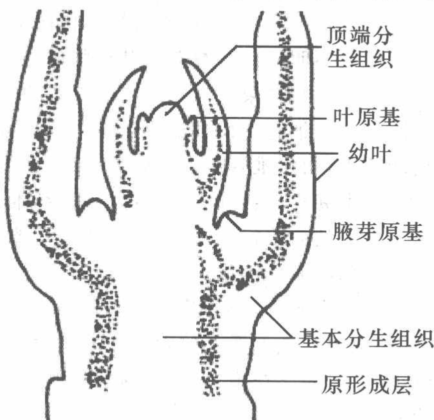


图 7-41　丁香顶芽纵切面图

三、茎的解剖结构

茎上着生有叶，因此其解剖结构比根复杂得多，幼茎与根一样也由三种组织系统构成，茎的初生结构在不同类群植物之间有非常复杂的变化，这是由于基本组织与维管组织相对分布不同造成的。

（一）双子叶植物茎的结构

1. 初生结构　双子叶植物茎的初生结构，可以分为表皮、皮层和维管柱三个部分（图 7-42，43）。

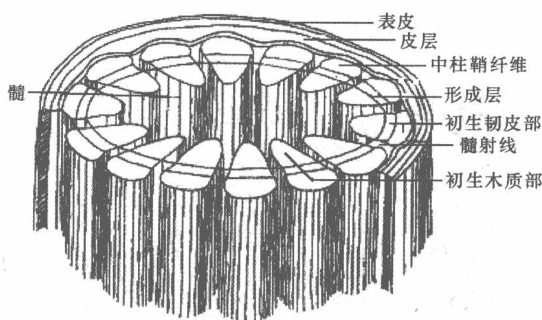


图 7-42　双子叶植物茎初生结构立体图

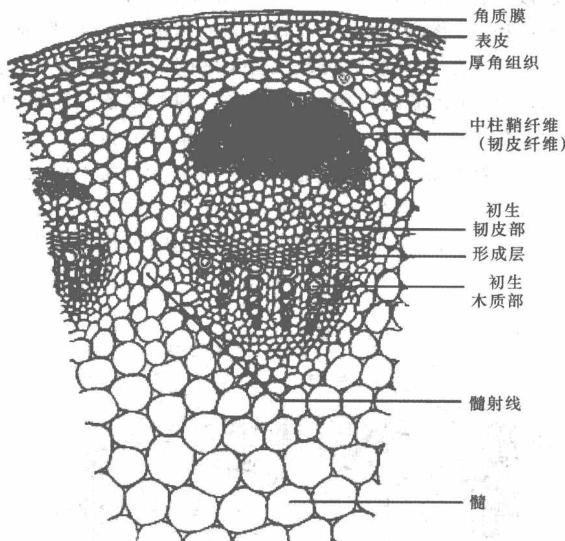


图 7-43　向日葵幼茎横切示初生结构

（1）表皮　表皮是幼茎最外面的一层细胞，来源于原表皮，是茎的初生保护组织。表皮细胞是生活细胞；除保卫细胞外，表皮细胞中一般不含叶绿体，但具有其他质体。细胞壁一般比较薄，但外切向壁较厚，并有不同程度加厚的角质膜，可以减少蒸腾和抵抗病菌的侵入。表皮分布的气孔器能调节水分的蒸腾。幼茎的表皮细胞有一定的有丝分裂能力，可以不断分裂，增加细胞的数目以适应初生生长时茎的增粗。

（2）皮层　位于表皮之内，由基本分生组织发育而来，组成成分主要是薄壁细胞，细胞多层，排列疏松，有明显的胞间隙。在许多茎中，皮层的外围分化出厚角组织，形成一圈连续或不连续的脊状突起。近表皮处的厚角组织和薄壁组织细胞中常含有叶绿体，因此使幼茎呈绿色。有些植物茎的周围皮层中还存在有厚壁组织，主要是纤维，也可以看到石细胞和其他异细胞。

茎中一般没有内皮层，所以茎中皮层和维管组织的界限不如根中清楚，仅在少数双子叶草本植物茎、一些植物的地下茎或沉水植物的茎中可发育出具有凯氏带的内皮层；在一些植物幼小的茎中，皮层最内的一

层或几层细胞含有丰富的淀粉，因此被称为淀粉鞘。

(3)维管柱　维管柱是皮层以内的部分，由于没有形态上可以分辨的内皮层，因而皮层和维管柱的界限在茎中并不明显。多数双子叶植物的维管柱包括维管束、髓和髓射线三部分。

①初生维管束　裸子植物和多数双子叶植物的初生维管束都是无限维管束，并且多数是外韧的，来源于原形成层细胞。束中形成层是由原形成层保留下来的具有分裂能力的细胞。在裸子植物和大多数被子植物茎中，初生维管束成一轮分布，以此为界将基本组织分为皮层和髓。

初生韧皮部：由筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞构成，分化成熟的顺序与根中相同，为外始式。原生韧皮部的分化很早，较早地行使其功能，以后在茎的生长过程中被拉坏，由后生韧皮部执行输导功能。原生韧皮部的薄壁细胞最后发育成韧皮纤维，由于处在中柱鞘的位置，又被称为中柱鞘纤维。

初生木质部：由导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞组成，分化成熟的发育顺序是内始式，这是茎的重要特征，和根内初生木质部的发育正好相反。茎的原生木质部靠中央，一般只有环纹、螺纹的管状分子被包在薄壁组织中，缺乏纤维；后生木质部在原生木质部的外面，后成熟，由木薄壁细胞、木纤维和梯纹、网纹、孔纹的管状分子组成。随着后生木质部的形成，原生木质部的管状分子多被挤毁消失。

有少数植物形成双韧维管束，常见于葫芦科、旋花科、茄科、夹竹桃科等植物茎中，其中以葫芦科茎中最为典型。此外还有一类同心维管束，包括周韧维管束和周木维管束，前者可以在被子植物的花、果实和胚珠的小维管束上看到；后者存在于一些单子叶植物如朱蕉、鸢尾等的茎中和一些双子叶植物如大豆、酸模和秋海棠的维管束中。

②髓　髓是茎的中心部分，一般由薄壁组织细胞组成，来源于原形成层束以内的基本分生组织，通常能贮藏各种内含物如丹宁、晶体和淀粉粒等，因而有贮藏功能，有些植物茎的髓中有石细胞。有些植物茎在生长过程中，髓成熟较早，节间部分的髓常被拉坏，形成片状髓或髓腔。

③髓射线　髓射线是维管束之间的薄壁组织，位于皮层和髓之间，在横切面上呈放射状，外连皮层内通髓，有横向运输的作用，同时也是茎内贮藏营养物质的组织。髓射线亦是由基本分生组织发育而来的。在大多数木本植物中，髓射线窄，常为单列细胞或二列细胞，而草本双子叶植物则有较宽的髓射线。

2. 次生结构　多年生双子叶植物茎与裸子植物的茎，在初生结构形成以后，侧生分生组织活动使茎增粗(图 7-44)。侧生分生组织和根中的一样，包括维管形成层与木栓形成层两类。维管形成层和木栓形成层细胞分裂、生长和分化，产生次生结构的过程叫次生生长，由此产生的结构叫次生结构。

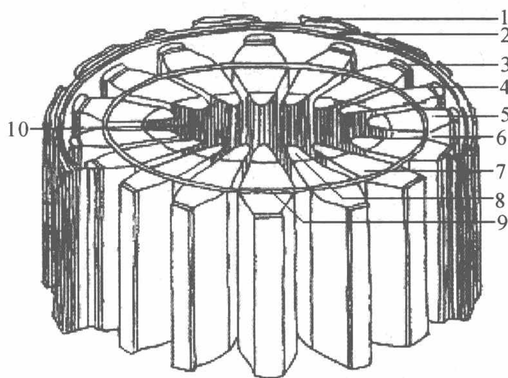


图 7-44　茎的次生结构立体图解

1. 表皮与皮层的碎片　2. 周皮　3. 韧皮纤维　4. 初生韧皮部　5. 次生韧皮部　6. 髓射线　7. 次生木质部　8. 初生木质部　9. 形成层　10. 髓

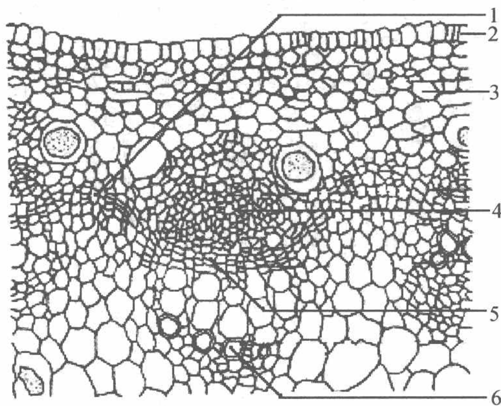


图 7-45　维管形成层的起源

1. 束间形成层　2. 表皮　3. 皮层　4. 韧皮层　5. 束中形成层　6. 木质部

(1)维管形成层的起源和活动

①维管形成层的起源　如图7-46，原形成层在分化形成初生维管束时，在初生韧皮部和初生木质部之间保留了一层具有分裂潜能的细胞(G_0细胞)，这层细胞不断伸长，侵入生长形成了形成层的纺锤状原始细胞(细胞为长梭形，两头尖，切向扁平)；到了次生生长开始时，有些纺锤状原始细胞横向分裂形成一部分射线原始细胞(细胞基本上是等径的，细胞小)。至此，由纺锤状原始细胞和维管束内的射线原始细胞共同形成了束中形成层。当束中形成层开始活动时，初生维管束之间与束中形成层位置相当的髓射线薄壁细胞脱分化，恢复分裂能力产生另一部分的射线原始细胞，形成次生分生组织——束间形成层，并与束中形成层相连接，形成一个连续的圆筒状维管形成层。

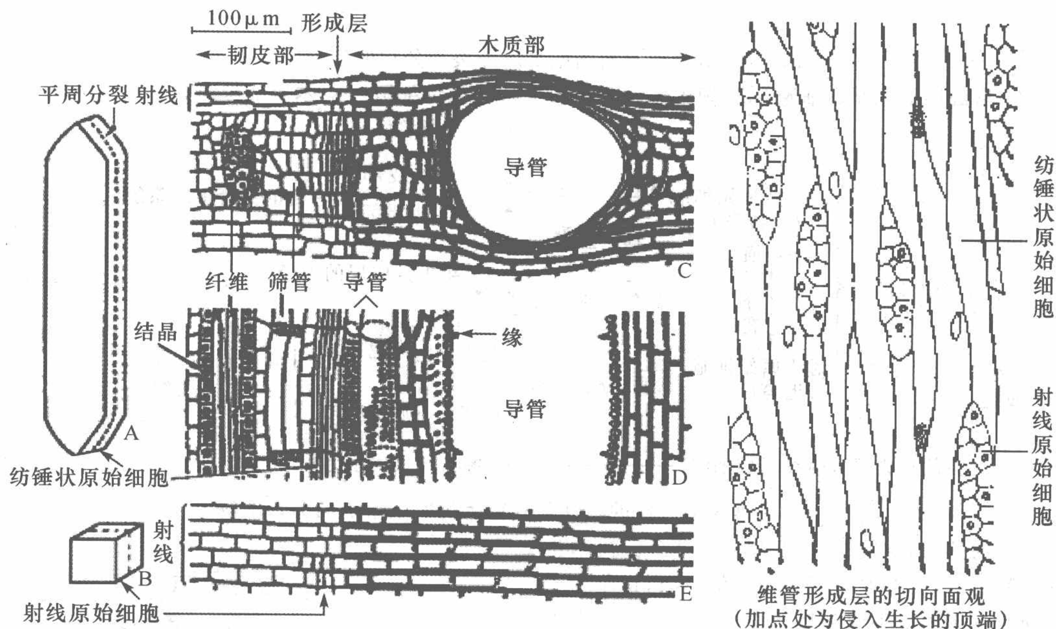


图7-46　维管形成层及其衍生组织

A. 纺锤状原始细胞　B. 射线原始细胞(虚线示细胞的切向分裂方向)

C、D、E. 刺槐茎的切面(C. 横切面　D、E. 径向切面)

②维管形成层的活动　纺锤状原始细胞分裂时以平周分裂为主，即纺锤状原始细胞分裂一次形成的两个子细胞，一个向外分化出次生韧皮部原始细胞或向内分化出次生木质部原始细胞，另一个则仍保留为纺锤状原始细胞(图7-47)。一般来讲，往往在形成数个次生木质部细胞后才形成一个次生韧皮部细胞。因此次生木质部细胞的数量明显多于次生韧皮部细胞。由于次生木质部数量增多，茎部增粗，形成层环被推向了外围；形成层环要扩张，以适应茎的增粗，必须进行径向分裂，以此来增加本身的数目。

射线原始细胞也是以平周分裂为主。束中形成层的射线原始细胞平周分裂，向内和向外分裂分别产生木射线和韧皮射线。随着茎的增粗，射线的数目要增加，以加强横向运输，新的束中射线原始细胞来源于纺锤状原始细胞，由纺锤状原始细胞横向分裂形成。束间射线原始细胞平周分裂产生次生的髓射线。

维管形成层理论上为一层原始细胞，但在形成层活动高峰时，新生细胞的增加非常迅速，很难将原始细胞和它们刚刚分裂产生的分化程度不高的细胞分开，因此形成了一个维管形成层带，包含了几层尚未分化的细胞。

综上所述，次生木质部和次生韧皮部既有轴向系统的导管、管胞、木纤维、木薄壁细胞和筛管、伴胞、韧皮纤维、韧皮薄壁细胞，又有径向系统的维管射线(包括木射线和韧皮射线)。轴向系统的分子皆由纺锤状原始细胞产生，而径向系统的分子则由射线原始细胞产生。维管形成层的活动与其衍生的次生组织的关系，可归纳为如图7-47及图7-48。

(2)次生木质部

①次生木质部的产生　形成层细胞活动时，产生的次生木质部的细胞数目远远多于次生韧皮部，因此

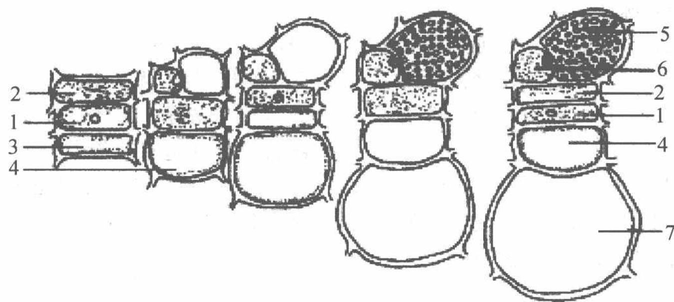


图 7-47　纺锤状原始细胞平周分裂和分化的过程图解

1. 形成层纺锤原始细胞　2. 韧皮部母细胞　3. 木质部母细胞　4. 木质部母细胞进一步分化
5. 筛管　6. 伴胞　7. 导管

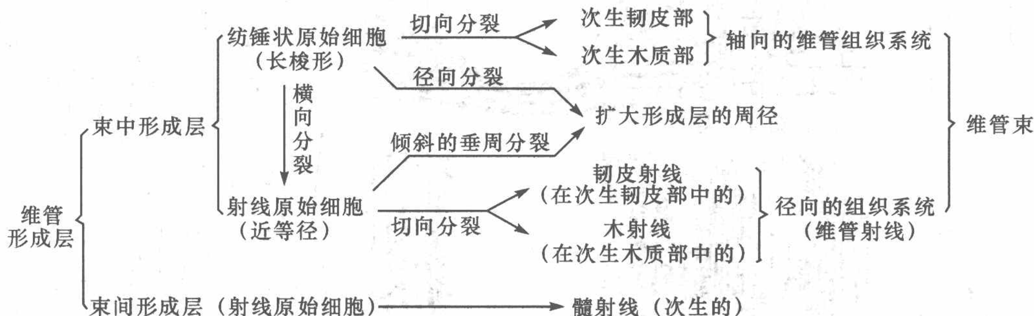


图 7-48　维管形成层的活动与其衍生的次生组织的关系图解

木本植物的茎中，次生木质部占了大部分。树木生长的年数越多，次生木质部的比例就越大；初生木质部和髓所占比例很小或被挤压而不易识别。次生木质部构成了茎的主要部分，是木材的主要来源。

②次生木质部的组成结构　双子叶植物次生木质部的组成成分和初生木质部相似，包括有导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞，细胞均有不同程度的木质化。一般双子叶植物草本茎中次生木质部导管与管胞以网纹和孔纹为主，而在木本茎中全为孔纹导管。导管的数目、孔径大小及分布情况，常因植物种类不同而不一样。次生木质部中，木纤维数量较初生木质部为多，是构成次生木质部的主要成分之一，木薄壁细胞分为横向排列和纵向排列两大类（图 7-49，50）。

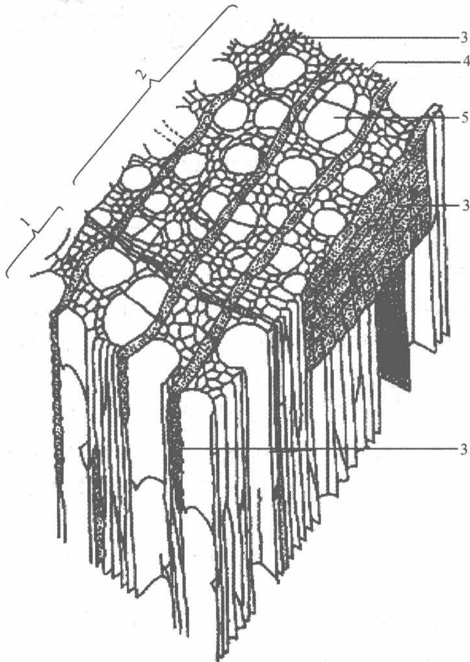


图 7-49　柳树茎的次生木质部立体图

1. 早材　2. 晚材　3. 木射线
4. 木薄壁细胞　5. 导管

③年轮　在多年生木本植物茎的次生木质部中，可以见到许多同心圆环，这就是年轮（图 7-50）。年轮的产生是形成层每年季节性活动的结果。在有四季气候变化的温带和亚热带，春季温度逐渐升高，形成层解除休眠恢复分裂能力，这个时期水分充足，形成层活动旺盛，细胞分裂快，生长也快，形成的木质部细胞孔径大而壁薄，纤维的数目少，材质疏松，称为早材或春材；由夏季转到冬季，形成层活动逐渐减弱，环境中水分少，细胞分裂慢，生长也慢，所产生

的次生木质部细胞体积小，导管孔径小且数目少，而纤维的数目则比较多，材质致密，这个时期形成的木质部称为晚材或夏材。早材和晚材共同构成一个生长层，即一个年轮，代表着一年中形成的次生木质部。同一年的早材与晚材的变化是逐渐过渡的，没有明显的界限，但经过冬季的休眠，前一年的晚材和后一年的早材之间形成了明显的界限，叫年轮线。没有季节性变化的热带地区，没有年轮产生。树木的年龄记录在年轮上，每长一岁年轮便增加一圈，因此可根据年轮判断植物的年龄。

由于年轮的宽窄不尽相同，每年树木的生长受环境因素的影响，也在年轮上留下了痕迹，可用于判断某一地区气候条件的变化。

在正常情况下，年轮每年形成一轮，但在有些植物中一年内可以形成几个年轮，称假年轮，如柑橘属植物，另外环境条件的不正常如干旱、虫害也会导致假年轮的产生。

④心材与边材　如图 7-50，在多年生木本植物茎的次生木质部中，形成层每年向内形成次生木质部，结果越靠近中心部分的木质部年代越久，因而有了心材和边材之分。靠近形成层部分的次生木质部颜色浅，是边材，为近 2 到 5 年形成的年轮，含有活的薄壁细胞，导管和管胞具有输导功能。内侧的边材可以逐年向内转变为心材。因此，心材可以逐年增加，而边材的厚度却比较稳定。心材是次生木质部的中心部分，颜色深，为早年形成的次生木质部，全部为死细胞，薄壁细胞的原生质体通过纹孔侵入导管，形成侵填体，堵塞导管使其丧失输导功能，心材中木薄壁细胞和木射线细胞成为死细胞。由于侵填体的形成和一些物质，如树脂、树胶、单宁及油类渗入细胞壁或进入细胞腔内，木材坚硬耐磨，并有特殊色泽，如胡桃木呈褐色，乌木呈黑色，更具有工艺上的价值。

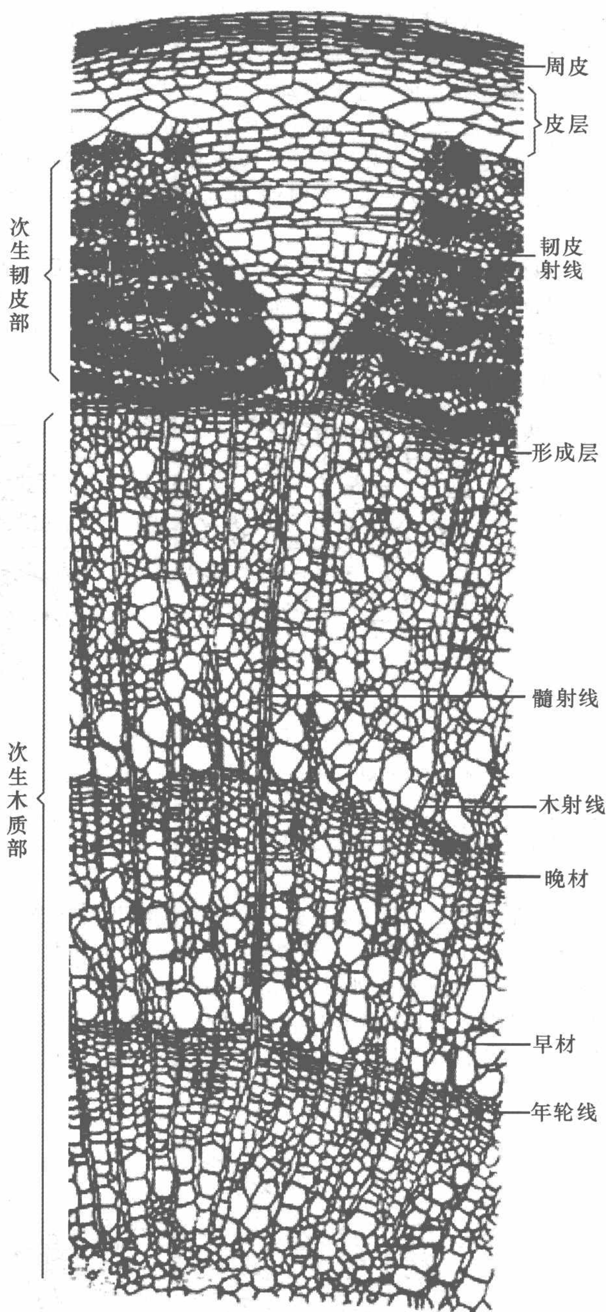


图 7-50　椴树三年生茎横切

(3)次生韧皮部　次生韧皮部的组成成分与初生韧皮部基本相同，主要是筛管、伴胞和韧皮薄壁细胞。有些植物还夹有纤维和石细胞，如椴树茎含有韧皮纤维；许多植物在次生韧皮部内还有分泌组织，能产生特殊的次生代谢产物，如橡胶和生漆；韧皮部薄壁细胞中可能还含有草酸钙结晶和丹宁等贮藏物质。

在次生韧皮部形成时，束中形成层的射线原始细胞向外产生韧皮射线，与木射线通过射线原始细胞相通连，两者合称维管射线。由于维管射线只存在于次生结构中，故称为次生射线；而髓射线在茎的初生结构中就已产生，故称为初生射线，其实髓射线也有次生生长。木本双子叶植物每年产生次生维管组织，同时每年形成的射线横穿在新形成的次生维管组织中，起横向运输的作用，还兼有贮藏作用。较老的韧皮射线细胞可以有径向分裂或径向增大，而使其呈喇叭口状，以此适应茎的增粗。

有功能的次生韧皮部通常只限于一年，筛管分子在春天由维管形成层形成以后，往往在秋天就停止输导而死亡；但在有些植物如葡萄属，当年发生的筛管分子，冬季休眠，翌年春天又重新恢复活动。

(4)木栓形成层的产生和活动

①木栓形成层的产生　维管形成层活动的结果使次生维管组织不断增加从而使茎增粗，而表皮作为初生保护组织一般不能分裂以适应这种增粗，不久便被内部生长产生的压力挤破，失去保护作用，这时外围的皮层或表皮细胞恢复分裂机能，形成木栓形成层，产生新的保护组织(即次生保护组织)以适应内部生长。

多数植物茎的木栓形成层首次是由紧靠表皮的皮层细胞恢复分裂能力而形成的(图 7-51)，如杨树、榆树等，但也有直接从表皮产生的，如柳树、苹果等；此外，还有起源于初生韧皮部中的薄壁细胞，如葡萄、石榴等。木栓形成层只有一类细胞组成，横切面上呈长方形，切向纵切面上呈规则的多角形，与维管形成层相比结构简单。

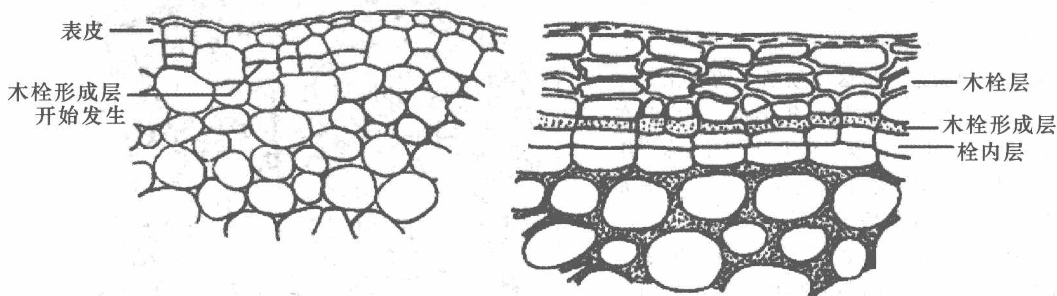


图 7-51　木栓形成层的产生及周皮的形成

②木栓形成层的活动　茎与根一样，其木栓形成层有一定的寿命，其活动的结果都是产生木栓层和栓内层，并与木栓形成层共同组成周皮。最初形成的木栓形成层其活动期限一般只有几个月，当茎继续增粗时，在原有的周皮失去作用前其内部又产生新的木栓形成层，依次向内形成，位置不断内移，最后则在次生韧皮部中产生。

③皮孔和树皮　皮孔是周皮上的通气结构，没有调节功能，常在气孔下发生(图 7-52)。由于周皮的形成，木栓层以外的组织因缺乏营养和水分而死亡，在植物茎增粗的同时，不断形成新周皮来加以保护，这样多次积累，就构成了树干外面看到的树皮。树皮极为坚硬，常呈条状剥落，故称硬树皮或落皮层。另一种树皮的含义是指生产上从树干上剥下来的皮，分离的位置在维管形成层，包括了次生韧皮部、皮层、周皮及其以外的一切死细胞。由于韧皮部到木栓形成层这一段包含有生活组织，质地较软，含水分多，故被称为软树皮。广义的树皮概念，应包括软树皮和硬树皮两部分。

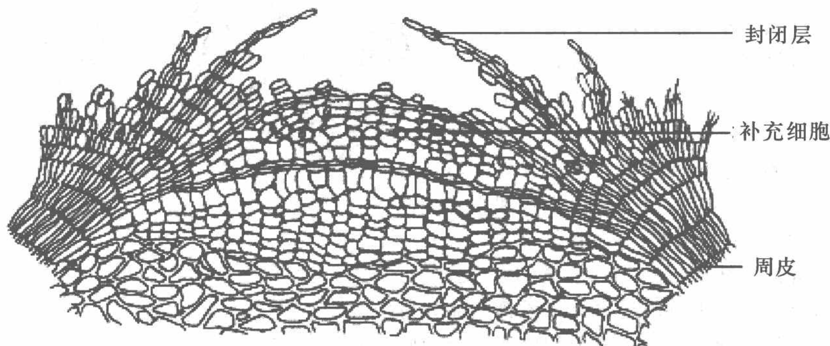


图 7-52　李属的成熟皮孔

综上所述，茎的发育可归纳为图 7-53 所示。

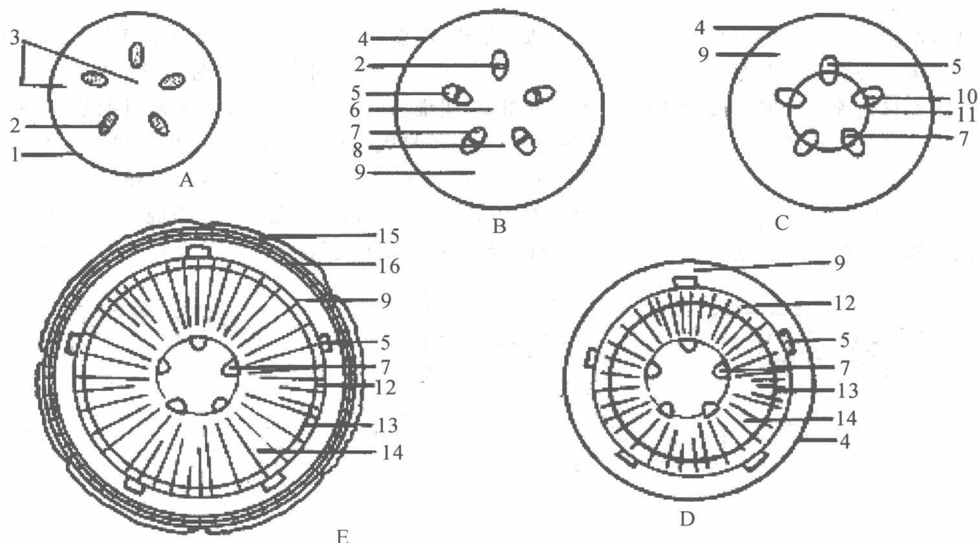


图 7-53　茎的发育模式图

A. 初生分生组织　B. 初生结构　C. 维管形成层形成

D. 次生木质部与次生韧皮部的产生　E. 周皮形成

1. 原表皮　2. 原形成层　3. 基本分生组织　4. 表皮　5. 初生韧皮部　6. 髓　7. 初生木质部

8. 髓射线　9. 皮层　10. 束内形成层　11. 束间形成层　12. 次生韧皮部　13. 维管形成层

14. 次生木质部　15. 表皮和皮层的残留　16. 周皮

（二）裸子植物茎的结构特点（与双子叶植物茎比较）

1. 类同于双子叶植物茎　裸子植物茎的初生结构都包括表皮、皮层和维管柱三部分，有形成层产生并进行次生生长，可以逐年不断地形成次生结构而使茎加粗（图 7-54），并有显著年轮，因而也有早材和晚材、边材和心材之分。

2. 裸子植物茎的结构特点

（1）韧皮部由筛胞、韧皮薄壁细胞和韧皮射线组成。无筛管和伴胞；韧皮纤维和石细胞的有无与多少与植物种类有关。

（2）木质部主要由管胞、木薄壁细胞和木射线所组成。除少数种类如麻黄属和买麻藤属具有导管外，一般没有导管。裸子植物没有典型的木纤维，管胞兼具支持的作用；由于木质部主要由管胞组成，因此在木材结构上比较均匀。

（3）有树脂道的种类在茎的皮层、韧皮部、木质部和髓中分布有树脂道。这是双子叶植物茎所没有的。

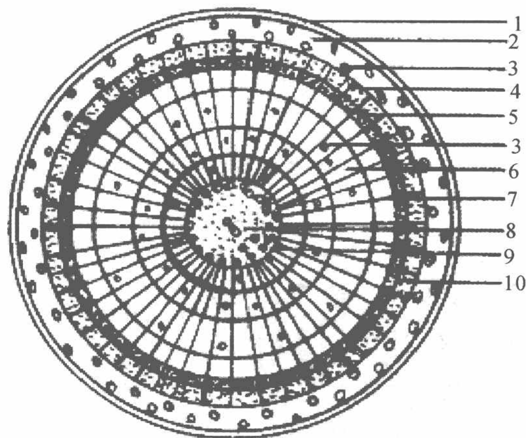


图 7-54　松茎次生结构横切面简图

1. 周皮　2. 皮层　3. 树脂道

4. 不具输导功能的韧皮部

5. 具输导功能的韧皮部

6. 次生木质部　7. 射线　8. 髓

9. 初生木质部　10. 形成层

（三）单子叶植物茎的特点

单子叶植物茎和双子叶植物茎有很多不同，大多数单子叶植物茎只有伸长生长和初生结构，所以整个茎的构造比双子叶植物简单。现以禾本科植物为代表说明单子叶植物茎的结构特点，如图 7-55。

1. 表皮　在禾本科植物茎的最外方为表皮，是一层生活细胞，排列整齐，由长形细胞和短细胞纵向相间排列；长形细胞是角质化的表皮细胞，短细胞包括栓质细胞和硅质细胞，其间有气孔器分布；单子叶植物表

皮细胞为终生保护组织，没有周皮形成。

2. 基本组织　表皮以内为基本组织，主要为薄壁细胞，在靠近表皮处常有几层厚壁组织，起支持作用。

3. 维管束　维管束分散在基本组织中或呈二轮分布在基本组织外侧周围(图 7-55)，为外韧有限维管束。维管束在横切面上为卵圆形，外围有一圈厚壁组织，叫维管束鞘。韧皮部中的细胞排列整齐，可以看到多边形的筛管和长方形的伴胞。在韧皮部的外侧，有一条被挤毁的模糊结构，是原生韧皮部。木质部呈 V 形分布(图 7-55,56)，主要由 3～5 个导管组成。V 字形的尖端部分由 1～3 个孔径较小的环纹或螺纹导管组成，为原生木质部部分。在茎的生长过程中原生木质部导管常被拉坏，留下一个空腔称气腔，气腔中常残留有环纹或螺纹导管的加厚壁。在 V 字形的两侧各有一个孔径较大的孔纹导管，为后生木质部部分。

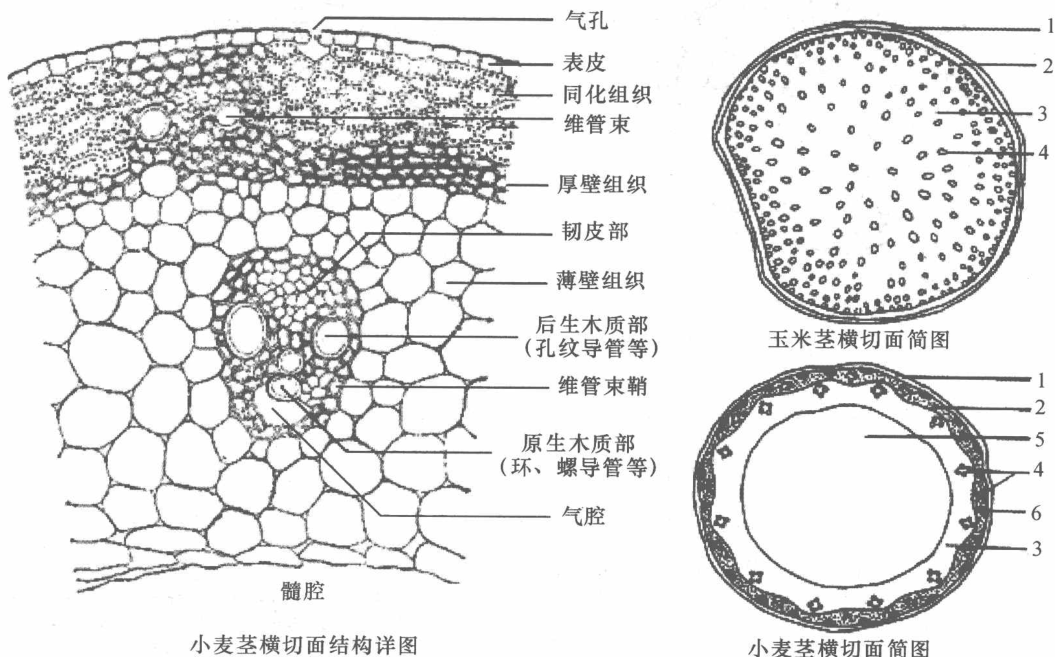


图 7-55　禾本科植物茎横切面结构图

1. 表皮　2. 厚壁组织　3. 基本组织　4. 维管束　5. 髓腔　6. 同化组织

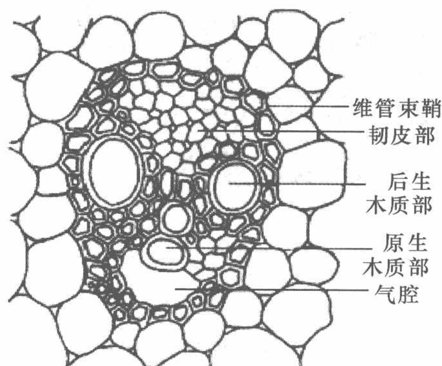


图 7-56　玉米茎的维管束

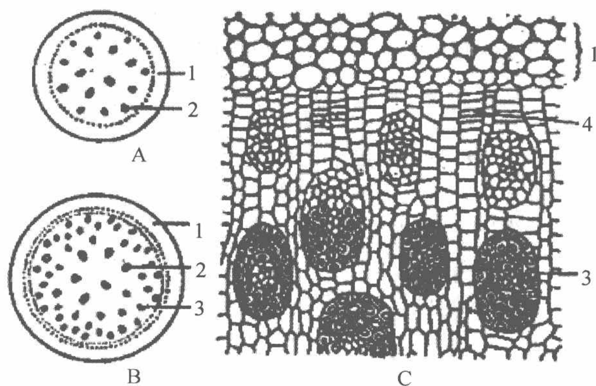


图 7-57　龙血树茎的横切面，示次生加厚

A. 茎中只有初生维管束　B. 茎中已形成次生维管束

C. 一部分茎的横切面，示次生周木维管束

1. 皮层　2. 初生维管束　3. 次生周木维管束

4. 形成层

禾本科植物的维管束常星散分布在薄壁细胞中，因此皮层和髓、髓射线之间的分界不清楚或不存在。有些禾本科植物的维管束成二轮排列，位于周围的薄壁组织中，中央部分中空而形成髓腔，如小麦、水稻的茎。

少数热带或亚热带的单子叶植物有次生生长和次生结构，但其形成层的产生和活动，与双子叶植物显著不同：形成层一般都在初生维管组织的外方产生，并形成次生维管束，其排列方式因不同植物有异。如龙血树形成层由初生维管束外方的薄壁组织发生，形成周木维管束，图 7-57。有次生生长的还有棕榈、丝兰等。

植物根茎维管束发育顺序比较见表 7-2。

表 7-2　植物根茎维管束发育顺序的比较

	木质部		韧皮部	
	初生木质部	次生木质部	初生韧皮部	次生韧皮部
根	外始式	内始式	外始式	外始式
茎	内始式	内始式	外始式	外始式

（四）木质茎和草质茎

综上所述，植物的茎有木质茎和草质茎之分。裸子植物只有木质茎，双子叶植物既有木质茎又有草质茎，单子叶植物大多数是草质茎。

1. 木质茎　次生结构发达，木质化的组织达 70%以上，维管束数目很多，排列很密而每条髓射线只有一二列细胞，质地坚硬而茎干可以长得很粗大，一般是多年生的，表皮只在幼年时具有，后来被周皮取代。但是如果是一年生的木质茎，主要也还是初生结构，与草质茎相似。具有木质茎的植物称为木本植物。

2. 草质茎　茎的大部分或完全是初生结构，没有或只有极少量的木质化组织，最多不过 40%，维管束数目少，髓射线很发达，柔软、绿色，主要靠厚角组织支持，不能长得很粗。寿命一般较短，一年生或二年生，生活期限只有一两个生长季节。具有草质茎的植物称为草本植物。

多年生草本植物的茎是草质的、一二年生的，但根是木质的、多年生的。有的植物茎的类型与生长的环境有关，如番茄在温带寒带生长是一年生的草质茎，而在热带地区生长却成了多年生的木质茎。

（五）茎的功能

主要表现为：运输、支持、贮藏和繁殖等功能。茎中的木质部和韧皮部具有运输作用。茎中的纤维和石细胞分散在基本组织和维管组织中，起着支持作用。在木本植物、多年生草本植物（主要是地下茎中）或某些一年生草本植物如甘薯的薄壁组织中贮藏有大量营养物质，在某些变态茎中如莲藕、马铃薯、慈姑、荸荠等的茎中也贮藏有丰富的有机物质。不少植物的茎可以形成不定根和不定芽，具有营养繁殖的作用。

五、茎的变态

（一）地上茎的变态

如图 7-58，地上茎的变态主要有以下五种类型。

1. 叶状枝　叶状枝茎扁化成叶状体，绿色，可以进行光合作用；叶完全退化或不发达；但节与节间明显，节上能分支、生叶和开花，如假叶树、竹节蓼等植物的茎。

2. 茎卷须　有些攀援植物的茎细长柔软，不能直立，部分茎和茎端变态形成卷须。卷须多发生于叶腋处，即由腋芽发育形成，如黄瓜和南瓜。也有些植物的卷须由顶芽发育，如葡萄的茎卷须。

3. 枝刺与皮刺　枝刺由茎变态形成，具有保护功能，生于叶腋处，并可以有分支，如皂荚、山楂的枝刺。枝刺与茎之间有维管束相连，这与皮刺有明显的区别。皮刺是茎表皮外突物，由于没有维管束与茎相连，所以很容易用手把它完整地剥下，如月季的皮刺。

4. 肉质茎　肉质茎肥厚多汁，呈扁圆形、柱形或球形等多种形态，能进行光合作用，如仙人掌、莴苣等。

（二）地下茎的变态

如图 7-59，地下茎的变态都是发生在整个茎或茎顶端的一部分，因此地下的变态茎都有顶芽，节和节间也明显。

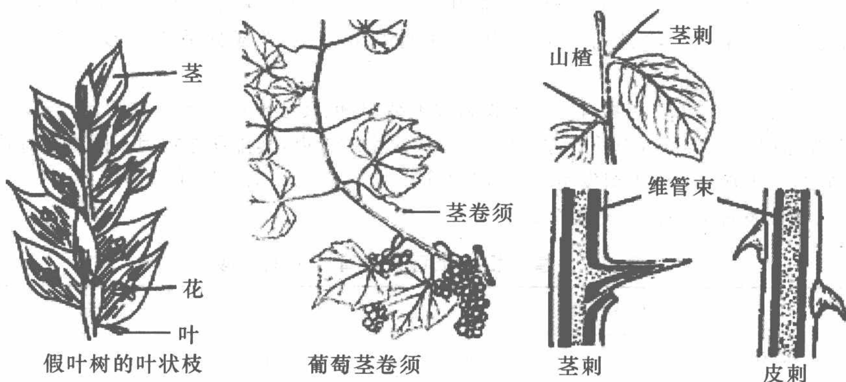


图 7-58　四种地上茎的变态

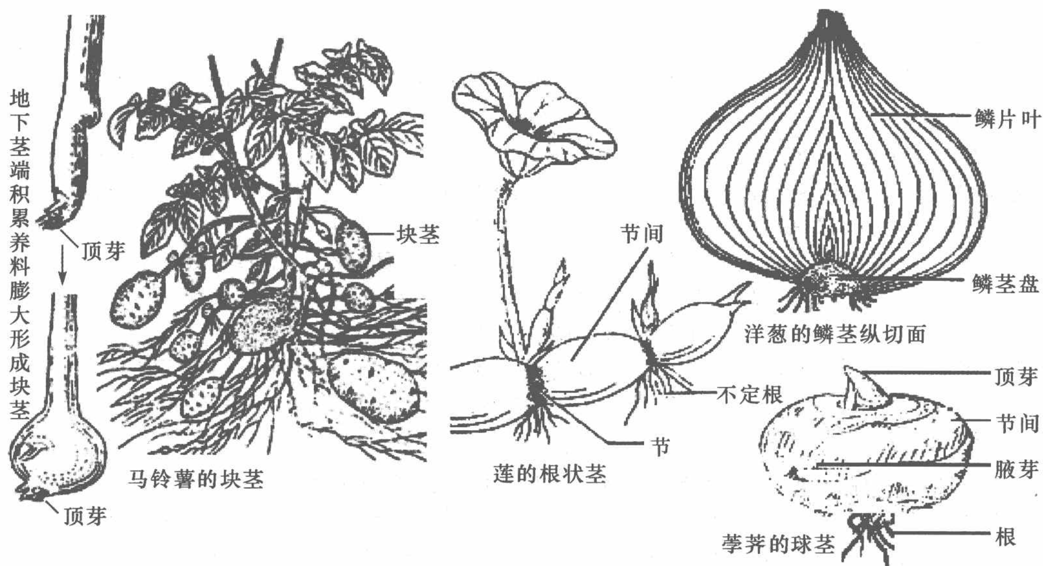


图 7-59　四种地下茎的变态

1. 根状茎　根状茎匍匐生长在土壤中，像根。节上有退化的鳞片状叶。叶腋有腋芽，可发育出地下茎的分支或地上茎，有繁殖作用。节上有不定根，如竹类、莲、芦苇的根状茎。

2. 块茎　块茎为短粗的肉质地下茎。叶退化为鳞片状叶，幼时存在，以后脱落时留下叶痕。在叶痕的内侧为凹陷的芽眼，其中有腋芽一至多个。从发生上看，块茎是植物基部的腋芽伸入地下形成的分支，达一定的长度后先端膨大，贮藏养料，形成块茎，如马铃薯、菊芋和甘露子等。

3. 球茎　球茎球形或扁球形，短而肥大的地下茎，节上有退化的鳞片状叶和腋芽，顶端有一个显著的顶芽，茎内贮藏着大量的营养物质，有繁殖作用。从发生上看，球茎多数是地下匍匐枝末端膨大而成，故顶芽明显，如荸荠、芋和慈姑等。也有由主茎基部膨大而成者，如唐菖蒲。苤蓝的球茎与一般球茎不同，是地上茎，节处具有发育正常的叶。

4. 鳞茎　扁平或圆盘状的地下茎，节间极度缩短，称鳞茎盘；鳞茎盘的节上生有肉质化的鳞片状叶，叶腋可生腋芽，如洋葱、水仙、百合和大蒜等。不同的是前三种植物的肉质部分主要是鳞片叶；而大蒜的肉质部分则是围绕着中央花梗基部的一圈肥大的腋芽，即蒜瓣，蒜瓣之外的膜质部分是蒜的鳞片状叶。

第五节 叶

叶是制造有机物的营养器官，是植物进行光合作用的场所。其主要功能是光合作用、蒸腾作用，还有一定的吸收作用，少数植物的叶还具有繁殖功能。

一、叶的形态

(一)叶的组成

植物的叶一般由叶片、叶柄和托叶三部分组成(图 7-60)。叶片是最重要的组成部分，不同植物的叶片形状差异很大。叶柄具有输导和支持的作用。具有叶片、叶柄和托叶三部分的叶，叫完全叶，如梨、桃和月季等。仅具其一或其二的叶，为不完全叶。无托叶的不完全叶比较普遍，如丁香、白菜等；也有无叶柄的叶，如莴苣、荠菜等；缺少叶片的情况极为少见，如我国台湾的相思树，除幼苗外，植株的所有叶均不具有叶片，而是由叶柄扩展成扁平状，代替叶片的功能，称叶状柄。

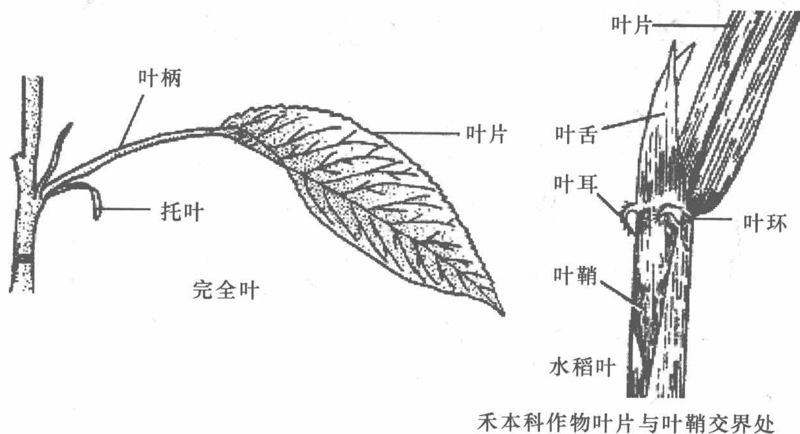


图 7-60 叶的组成

此外，禾本科植物等单子叶植物的叶，从外形上仅能区分为叶片和叶鞘两部分，为无柄叶。一般叶片呈带状，扁平；而叶鞘往往包围着茎，保护茎上的幼芽和居间分生组织，并有增强茎的机械支持力的功能。在叶片和叶鞘交界处的内侧常生有很小的膜状突起物，叫叶舌，能防止雨水和异物进入叶鞘的筒内。在叶舌两侧，有由叶片基部边缘处伸出的两片耳状的小突起，叫叶耳。叶耳和叶舌的有无、形状、大小和色泽等，可以作为鉴别禾本科植物的依据。

(二)叶的形态

叶的大小不同，大者如王莲、芭蕉，直径可达 1m 到 2.5m，最大的亚马逊酒椰的叶片可达 22m 长，12m 宽；小者如柏树和柽柳的鳞叶，仅有数毫米长。因此叶的大小和形状在不同种类的植物中有很大的不同，但对一种植物而言是比较稳定的特征，可以作为鉴别植物的依据。

如图 7-61 所示，叶的形状各异，通常指的是叶片的形状，包括叶尖、叶基、叶缘的形态特点，甚至于叶脉的分布情况等，可作为植物种类的识别指标。

(三)叶脉

叶脉是贯穿在叶内的维管组织及外围的机械组织，叶脉在叶片中分布的形式叫脉序，主要有网状脉序和平行脉序两大类(图 7-62)。网状脉序具有明显的主脉，由主脉分支形成侧脉，侧脉再经多级分支，在叶片内连接成网状。网状脉序可根据中脉分出侧脉的方式不同而分为羽状脉序和掌状脉序(图 7-62A)。平行脉序是各条叶脉近于平行，主脉与侧脉间有细脉相连，是单子叶植物叶脉的特征(图 7-62B)。裸子植物银杏的叶脉为二叉分支式(图 7-62C)，可有多级分支，称叉状脉序，是一种比较原始的脉序，此种脉序在蕨类

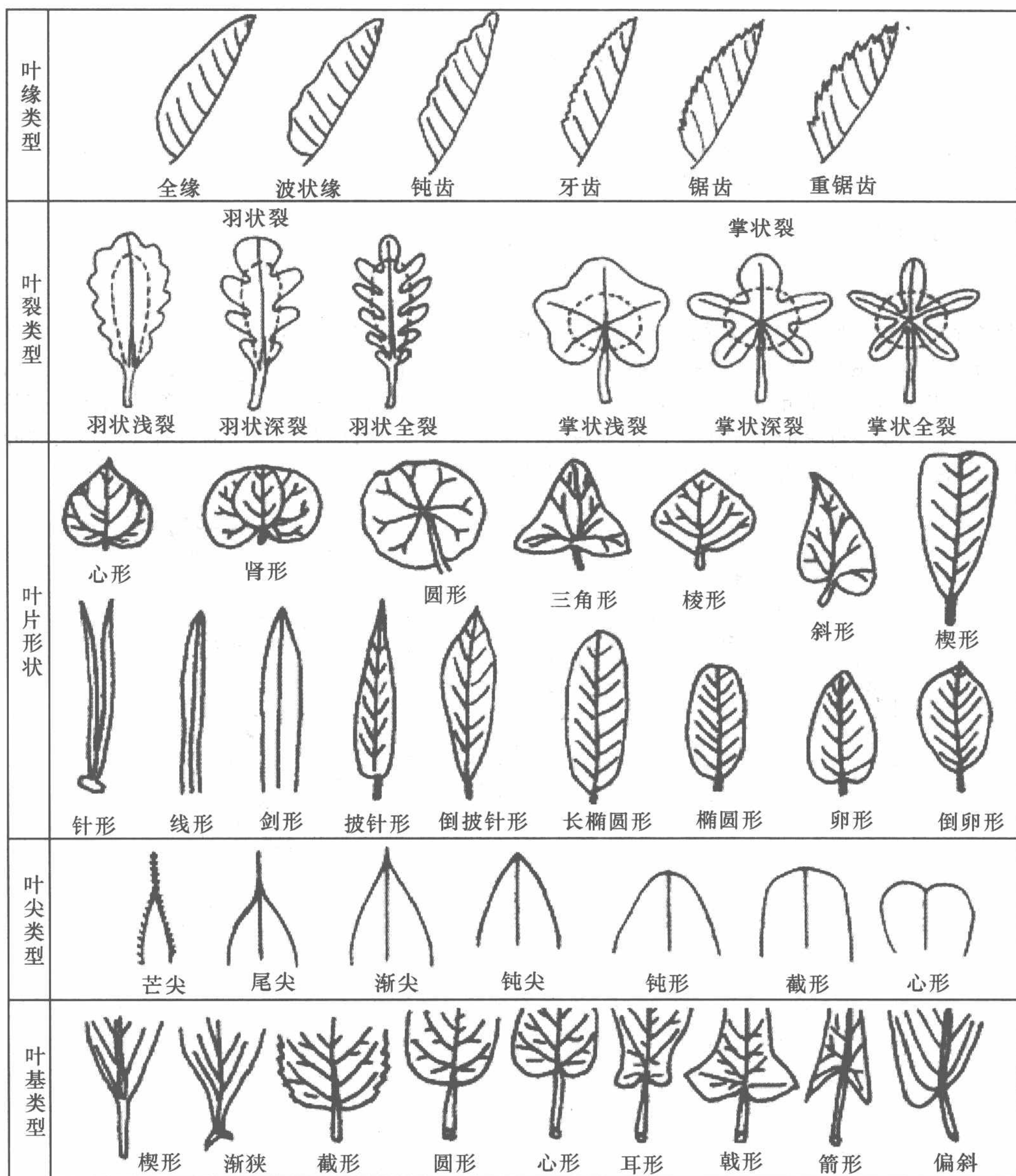


图 7-61　叶的形状

植物中多见，而在种子植物中少见。

（四）单叶和复叶

一个叶柄上只生一个叶片的叶称单叶，如桃、李、柳等。而一个叶柄上生有两个或两个以上的叶片称复叶（图 7-63），如槐、月季等。复叶的叶柄称为总叶柄或叶轴，总叶柄上着生许多的叶叫做小叶，每一小叶的叶柄叫小叶柄。

根据复叶中小叶的数量和排列方式的不同，将其分为三出复叶、掌状复叶和羽状复叶。如果三出复叶三个小叶柄是等长的，叫掌状三出复叶；如果顶端小叶柄较长，叫羽状三出复叶。小叶片在四片以上，均排列在叶柄的顶端，称掌状复叶。如果小叶片都生在叶轴的两侧，成羽毛状排列为羽状复叶，其中小叶片总数为单数者叫奇数羽状复叶；小叶片总数为双数者叫偶数羽状复叶。在羽状复叶中如果总叶柄不分支称一回羽状复叶；总叶柄分支一次称二回羽状复叶；总叶柄分支两次叫三回羽状复叶。此外，在复叶中还有一种单

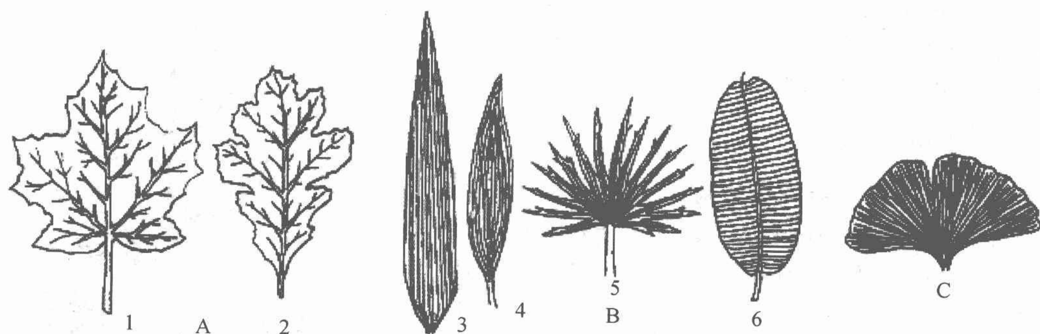


图 7-62　叶脉的类型

A. 网状叶脉(1、2)　B. 平行叶脉(3－6)　C. 叉状脉序

1. 掌状脉序　2. 羽状脉序　3. 直出脉　4. 弧形脉　5. 射出脉　6. 侧出脉



图 7-63　复叶的类型

身复叶,其叶轴上只有一个叶片,其小叶柄与叶轴连接处有一明显的关节。

复叶和生有单叶的小枝容易混淆,但一般小枝顶端常有顶芽,每一单叶的叶腋处有腋芽;而复叶的腋芽只生在总叶柄的叶腋处;落叶时,离层总是在叶柄或总叶柄处形成,枝条基部是不会产生离层的。另外,复叶中的小叶与总叶柄在一个平面上伸展,而单叶在小枝上以一定的角度伸向不同的方向。

(五)叶序和叶镶嵌

叶序是植物叶在茎上的排列方式,有三种基本类型,即互生、对生和轮生(图 7-64)。此外,还有一些植物,其节间极度缩短,使叶片簇生于短枝上,称簇生叶序,如银杏和落叶松等植物短枝上的叶。

叶在茎上的排列方式,不论是互生、对生还是轮生,相邻两个节上的叶片都绝不会重叠,它们总是利用叶柄长短变化或以一定的角度彼此相互错开排列,结果使同一枝上的叶以镶嵌状态排列而不会重叠,这种现象称为叶镶嵌。叶镶嵌使茎上的叶片不遮蔽,利于光能的充分吸收和利用,同时也使茎上的负载平衡。

(六)异形叶性

通常一种植物具有一定形状的叶,可作为分类的鉴别特征。但某些植物却在同一植株上具有不同形状

的叶子，这种现象叫异形叶性。异形叶性的发生常由于不同的生态条件或植株的发育年龄不同而造成，如水毛茛的气生叶扁平宽大，沉水叶却裂成丝状。

二、叶的解剖结构

（一）被子植物叶的一般结构

1.叶柄的结构　叶柄的结构与茎类似，它相当于茎维管束的一部分，通过叶迹与茎的维管组织相联系，其基本结构比茎简单，由表皮、基本组织和维管组织三部分所组成（图7-65）。叶柄的最外层为表皮层，有气孔器，并常具有表皮毛；表皮以内大部分是薄壁组织，紧贴表皮之下为数层厚角组织，内含叶绿体。维管束成半圆形开口朝上或圆形分布在薄壁组织中，但后者靠近上方的维管束更小。维管束的结构与幼茎中的维管束相似，木质部在近轴面，韧皮部在远轴面，两者之间有形成层，但活动有限；每一维管束外常有厚壁组织分布。

2.叶片的结构　被子植物的叶片为绿色扁平体，成水平方向伸展，所以上下两面受光不同。一般将向光的一面称为上表面或近轴面，因其距离茎比较近而得名；相反的一面称为下表面或远轴面。通常被子植物叶由表皮、叶肉和叶脉三部分构成（图7-66）。



图7-64　叶序的类型

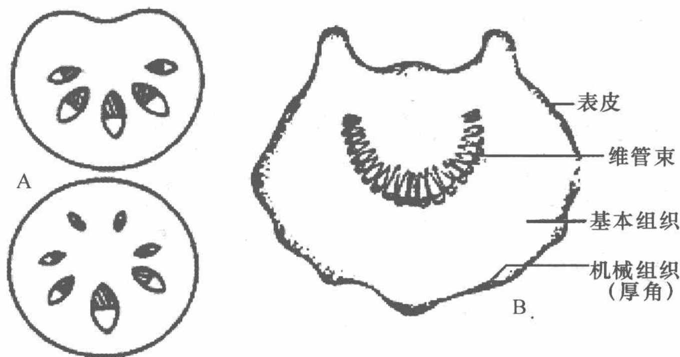


图7-65　叶柄的横切面图

A.叶柄的两种类型（黑色为木质部）　B.桃叶柄横切面轮廓图

（1）表皮　表皮覆盖着整个叶片，通常分为上表皮和下表皮，分别由表皮细胞、气孔器、排水器和表皮毛组成。

①表皮细胞　表皮细胞是一层生活的细胞，不含叶绿体，表面观为不规则形，细胞彼此紧密嵌合，没有胞间隙；在横切面上，表皮细胞的形状十分规则，呈扁的长方形，外切向壁比较厚，并覆盖有角质膜，角质膜的厚薄因植物种类和环境条件不同而变化，即旱生的厚，湿生的薄，水生的基本没有。

表皮细胞一般为一层，但少数植物的表皮细胞为多层结构，称为复表皮，如夹竹桃叶表皮为2～3层，而印度橡皮树的叶表皮为3～4层。

②气孔器　气孔器通常由两个半月形的保卫细胞组成（图7-67），两个保卫细胞之间的裂生胞间隙称为气孔，它们是叶片与外界环境之间气体交换的孔道。有些植物如甘薯在保卫细胞之外还有副卫细胞。

保卫细胞的结构特点：保卫细胞的壁在靠近气孔的部分增厚，而相对的一方较薄。保卫细胞有叶绿体和不同分量的淀粉粒，这与气孔自动调节有关。

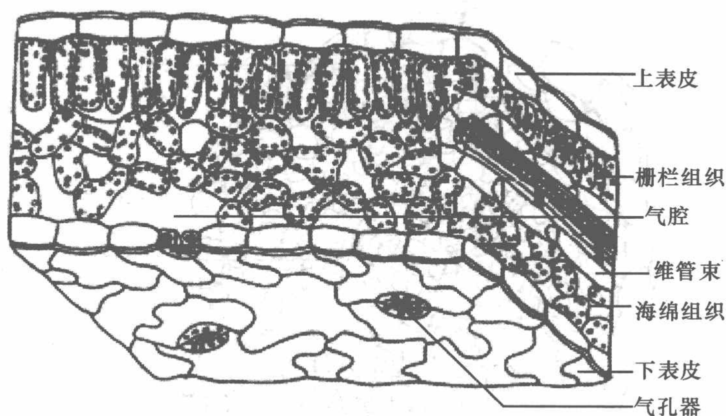


图 7-66　叶片的结构

气孔器的分布：一般上表皮的气孔器数量比下表皮的少，有些植物在上表皮甚至没有气孔器分布，近叶尖和叶缘的气孔器分布较密；一棵植物的上部叶气孔较下部叶为多。

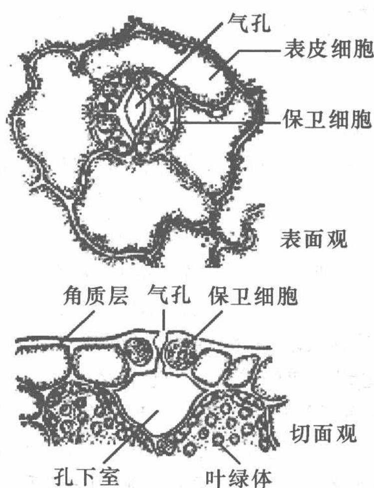


图 7-67　气孔器的结构

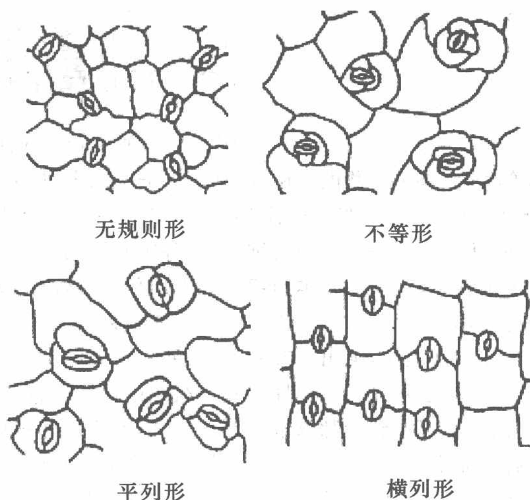


图 7-68　气孔器的类型

气孔器的类型(图 7-68)、数目与分布及表皮毛的多少与形态因植物种类不同而有差别。气孔器的数目与分布还与植物的生态环境有关。如苹果叶的气孔器仅在下表皮分布，睡莲叶(浮水植物)的气孔器仅在上表皮分布，眼子菜叶(沉水植物)则没有气孔器存在。表皮毛的变化也很多，如苹果叶的单毛，胡颓子叶的鳞片状毛，薄荷叶的腺毛和荨麻叶的蜇毛。

③排水器　许多植物的叶尖和叶缘有一种排出液体的结构，称为排水器(图 7-69)。它的构造主要由水孔和通水组织构成。水孔与气孔相似，但它的保卫细胞分化不完全，没有自动调节开闭的能力。排水器里面，有排列疏松的一群小细胞，与脉梢的管胞相通，这是通水组织。夜间或清晨温暖湿润的条件下，叶片的蒸腾作用微弱，根部吸入的水分就从排水器溢出，集成液滴于叶尖或叶缘，这种现象称为吐水。

(2)叶肉　上下表皮层以内的绿色同化组织是叶肉，其细胞内富含叶绿体，是叶进行光合作用的场所。

①异面叶　在上表皮之下的叶肉细胞为长柱形，垂直于叶片表面，排列整齐而紧密如栅栏状，称为栅栏组织，通常 1～3 层(这与阳生还是阴生有关)，也有多层。在栅栏组织下方，靠近下表皮的叶肉细胞形状不规则，排列疏松，细胞间隙大而多，称为海绵组织。海绵组织细胞所含叶绿体比栅栏组织细胞的少，又具有胞间隙。所以从叶的外表可以看出其近轴面颜色深，为深绿色；远轴面颜色浅，为浅绿色，这样的叶为异面叶。大多数被子植物的叶为异面叶(图 7-66)。

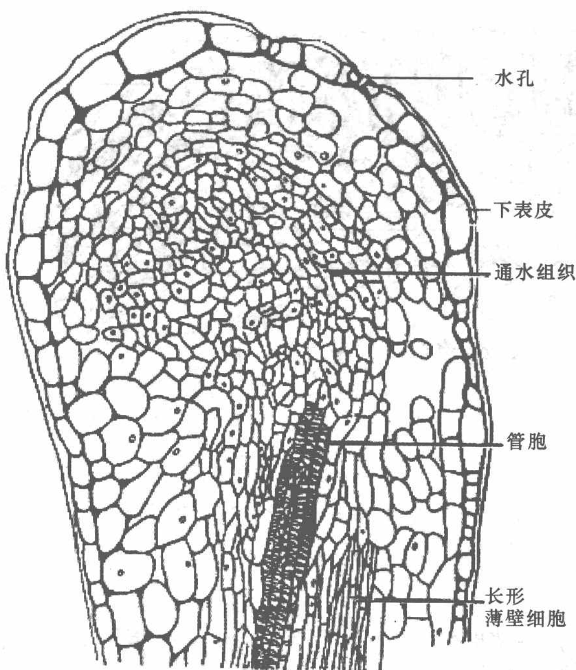


图 7-69　油菜叶缘的横切面示排水器

②等面叶　有些植物的叶在茎上基本呈直立状态，两面受光情况差异不大，叶肉组织中没有明显的栅栏组织和海绵组织的分化，从外形上也看不出上、下两面的区别，这种叶叫等面叶，如水稻、玉米等的叶(图 7-72)。

(3)叶脉　叶脉是叶片中的维管束，各级叶脉的结构并不相同。主脉和大的侧脉结构比较复杂，包含有一至数个维管束，包埋在基本组织中。木质部在近轴面，韧皮部在远轴面，两者间常具有形成层；不过形成层活动有限，只产生少量的次生结构。在维管束的上、下两侧，常有厚壁组织和厚角组织分布，这些机械组织在叶背面特别发达，突出于叶外，形成肋。大型叶脉不断分支，形成次级侧脉。叶脉越分越细，结构也越来越简单，中小型叶脉一般包埋在叶肉组织中，形成层消失，薄壁组织形成的维管束鞘包围着木质部和韧皮部，并可以一直延伸到叶脉末端。到了末梢，木质部和韧皮部成分逐渐简单，最后木质部只有短的管胞，韧皮部只有短而窄的筛管分子，甚至于韧皮部消失。在叶脉的末梢，常有传递细胞分布(图 7-70)。传递细胞是一类特殊的薄壁细胞，其特征是细胞壁向内突起生长，质膜紧贴细胞壁生长，从而使质膜的表面积大大增加，有利于细胞的吸收和分泌，在细胞物质的短途运输中也起重要作用。传递细胞也存在于生殖器官中，如胚珠的胚囊中的助细胞也属于传递细胞。

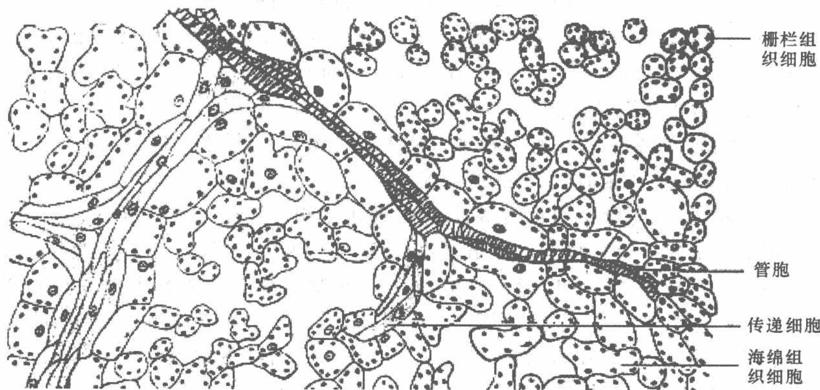


图 7-70　棉花叶片与表皮平行的切面，示脉梢的结构

(二)裸子植物的叶

裸子植物的叶以松柏类作为代表,其叶为针形,为两针一束、三针一束或五针一束,生长在短枝上,前者横切面为半圆形,后两者横切面为三角形。松针叶的结构可分为表皮、下皮层、叶肉组织和维管组织四部分(图 7-71)。

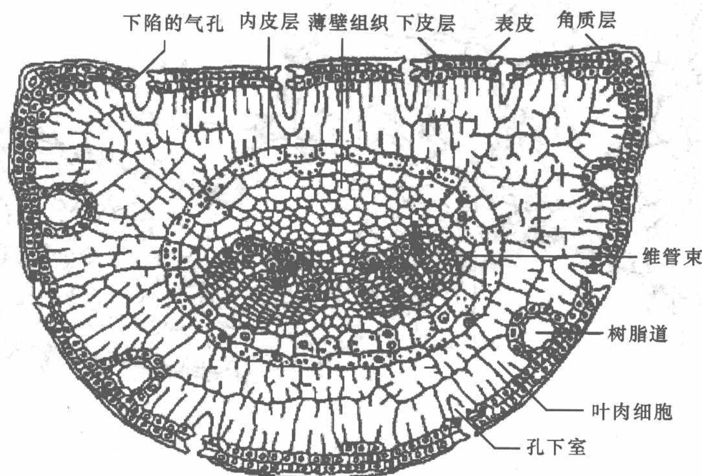


图 7-71　马尾松叶横切面

1.表皮　表皮是一层厚壁的表皮细胞,胞腔很小,壁强烈木质化,外面覆盖有较厚的角质膜。气孔纵行排列,保卫细胞下陷到下皮层中,其上方有副卫细胞拱盖着,保卫细胞和副卫细胞的壁均有不均匀加厚并木质化。

2.下皮层　下皮层在表皮之内,为一至多层木质化的厚壁组织。

3.叶肉组织　叶肉组织中没有海绵组织和栅栏组织的分化,为排列紧密的绿色同化组织,其细胞壁内陷,形成皱褶,叶绿体多沿皱褶排列,这种排列扩大了叶绿体的分布面积。叶肉组织中常有树脂道分布,树脂道的数目多少和分布位置是松属植物鉴别种的依据之一。叶肉组织以内有明显的内皮层,细胞内含有淀粉粒,细胞壁可增厚并木质化。

4.维管组织　在内皮层以内为维管组织,有一到两个维管束,木质部在近轴面,韧皮部在远轴面。包围在维管束外面的是一种特殊的维管组织,称转输组织。该组织由转输管胞和转输薄壁细胞构成,有助于叶肉组织与维管束之间的物质交流。

松柏类叶的外形和解剖结构都具有旱生叶的特点,与其顺利度过低温和干旱的冬季环境相一致。

(三)禾本科植物的叶

禾本科植物的叶片和一般双子叶植物叶的结构一致,有表皮、叶肉和叶脉三部分构成(图 7-72)。

1.表皮　禾本科植物叶片的表皮由表皮细胞、泡状细胞和气孔器有规律地排列而形成,如图 7-72,7-73。

(1)表皮细胞　表皮细胞一层,形状比较规则,往往沿着叶片的长轴成行排列,通常有长、短两种类型的细胞构成,这点与其茎表皮一致。长细胞为长方形,长径与叶的长轴方向一致,外壁角质化并含有硅质。短细胞为正方形或稍扁,插在长细胞之间;短细胞可分为硅质细胞和栓质细胞两种类型,两者可成对分布或单独存在;硅质细胞除壁硅质化外,细胞内充满一个硅质块;栓质细胞壁栓质化。长细胞和短细胞的形状、数目和分布情况因植物种类不同而异。

(2)泡状细胞　在上表皮中还分布有一种大型细胞,称为泡状细胞,其壁比较薄,有较大的液泡,常几个细胞排列在一起,从横切面上看略呈扇形,通常分布在两个维管束之间的上表皮中,它与叶片的卷曲和开张有关,因此也称为运动细胞。

(3)气孔器　禾本科植物叶的上下表皮上有纵行排列的气孔器(图 7-73,74)。与一般被子植物不同,禾本科植物气孔器的保卫细胞成哑铃形,中部狭窄,壁厚,两端壁薄膨大成球状,含有叶绿体,气孔的开闭是保卫细胞两端球状部分胀缩的结果。每个保卫细胞一侧有一个副卫细胞,因此禾本科的气孔器由两个保卫细

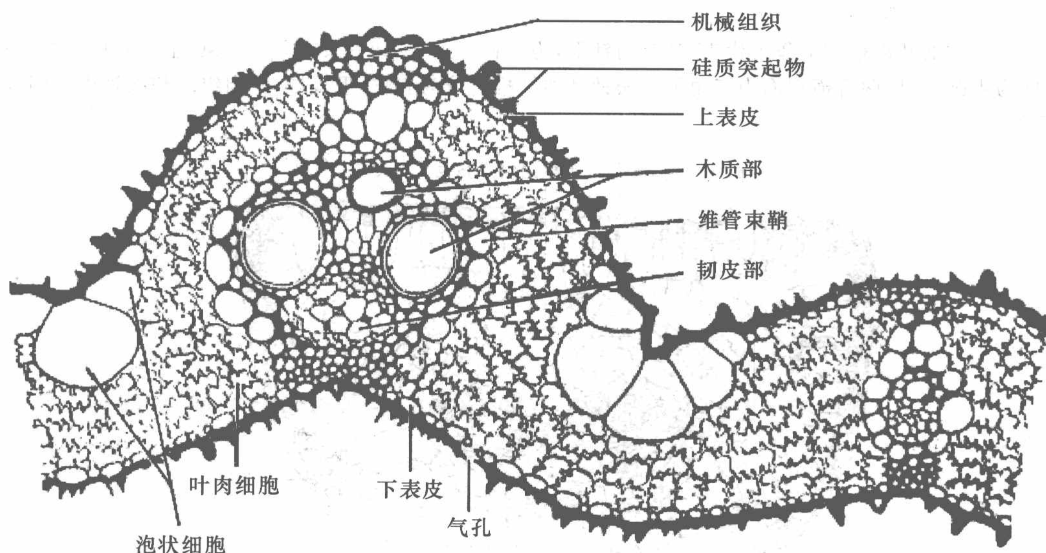


图 7-72　水稻叶片横切面的一部分

胞、两个副卫细胞和气孔构成。气孔器的分布在脉间区域和叶脉相平行。气孔的数目和分布因植物种类而不同。同一株植物的不同叶片上或同一叶片的不同位置，气孔的数目也有差异，一般上、下表皮的气孔数目相近。此外，禾本科植物的叶表皮上，还常生有单细胞或多细胞的表皮毛。

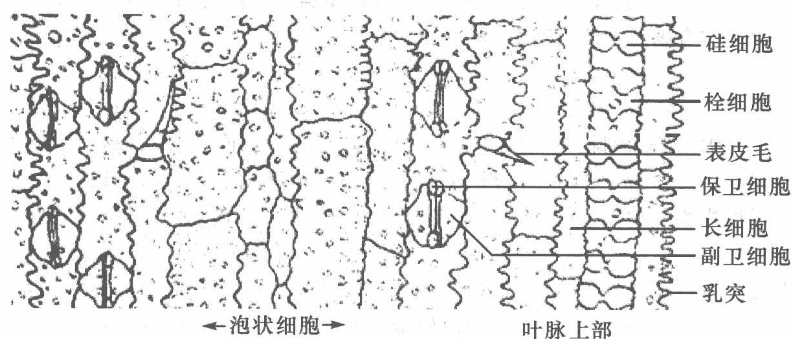


图 7-73　水稻叶的上表皮

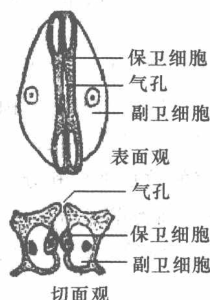


图 7-74　水稻的气孔器

2. 叶肉　叶肉组织由均一的薄壁细胞构成，没有栅栏组织和海绵组织的分化，为等面叶。叶肉细胞排列紧密，胞间隙小，仅在气孔的内方有较大的胞间隙，形成孔下室。叶肉细胞的形状随植物种类和叶在茎上的位置而变化，形态多样(图 7-72,75,76)。

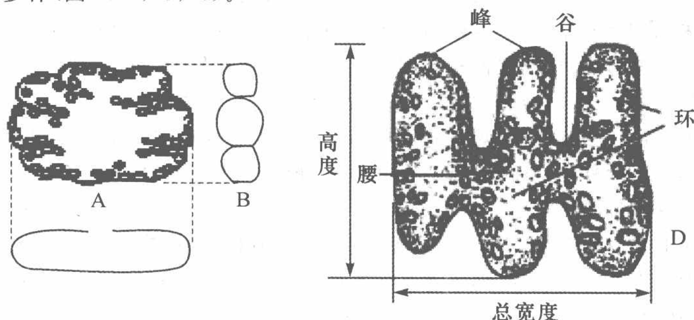


图 7-75　禾本科植物叶肉细胞形态

A～C. 水稻叶肉细胞形态　D. 小麦一个叶肉细胞

(A. 横剖面　B. 平行于叶表皮的纵切面　C. 与叶表皮成直角的纵切面)

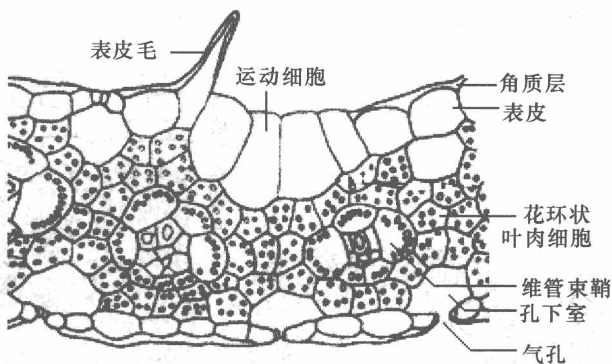


图 7-76　玉米叶片横切

3. 叶脉　叶内的维管束平行排列，中脉明显粗大，与茎内的维管束结构相似。在中脉和较大维管束的上下两侧有发达的厚壁组织与表皮细胞相连，增加了机械支持力。维管束均有一至二层细胞包围，形成维管束鞘。在不同光合途径的植物中，维管束鞘细胞的结构有明显的区别。在水稻、小麦等碳三(C_3)植物中(图 7-72)，维管束鞘由两层细胞构成，内层细胞壁厚而不含叶绿体，细胞较小；外层细胞壁薄而大，叶绿体与叶肉细胞相比小而少甚至无。在玉米、甘蔗等碳四(C_4)植物中(图 7-76)，维管束鞘仅由一层较大的薄壁细胞组成，含有大的叶绿体，叶绿体中大量的片层结构，但没有或仅有少量基粒，它积累淀粉的能力远远超过叶肉细胞中的叶绿体。C_4 植物维管束鞘与外侧相邻的一圈叶肉细胞组成"花环"状结构，在 C_3 植物中则没有这种结构。到目前为止，发现的 C_4 植物只属于草本被子植物，且单子叶植物中的 C_4 植物种类与双子叶 C_4 植物种类之比为 5∶1。

三、叶的发育

叶原基发生于茎尖以下的周围，由原套和原体的一层或几层细胞重复分裂而成。叶原基的进一步生长，包括顶端生长、边缘生长与居间生长三种方式。首先进行顶端生长，即叶原基顶端部分的细胞，继续分裂，使整个叶原基伸长，变为锥形，这称为叶轴(图 7-77)。叶轴就是未分化的叶柄和叶片。具有托叶的植物，其叶原基基部的细胞，迅速分裂、生长、分化为托叶，包围着叶轴。与叶轴伸长的同时，叶轴的两边各出现一行边缘分生组织。不久，顶端生长停止，边缘分生组织进行分裂活动(边缘生长)，形成扁平的叶片。没有边缘生长的叶轴基部，就分化为叶柄。当叶片各部分形成之后，其中的细胞仍继续分裂和长大(居间生长)，直到叶片成熟。

双子叶植物叶尖的成熟常先于基部。这种向基成熟的次序，在单子叶植物的条形叶中更为明显。例如，禾本科作物的叶鞘能随着节间的生长而伸长；水稻、小麦、玉米、韭、葱等叶被切断后，很快就能生长起来，这是因为叶基部进行居间生长的缘故。

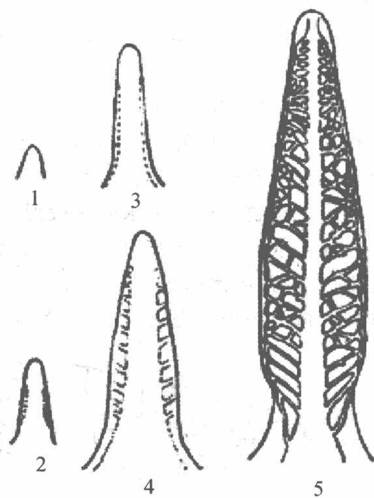


图 7-77　烟草叶的发生顺序图解
(1～5 为发生顺序)

四、叶对不同生境的适应

叶的形态和结构对不同生态环境的适应性变化最为明显，如旱生植物和水生植物的叶、阳地植物和阴地植物的叶在形态结构上各自表现出完全不同的适应特征。

(一)旱生与水生植物的叶

1. 旱生植物叶　一般具有保持水分和防止蒸腾的明显特征，通常向着两个不同的方向发展。一类是对减少蒸腾的适应：叶小而厚；表皮细胞外壁增厚，角质层也厚，甚至于形成复表皮；气孔下陷或局限在气孔窝内；表皮常密生表皮毛；栅栏组织层次多，甚至于上下两面均有分布；机械组织和输导组织发达，如夹竹桃等的叶(图 7-77)。另一种类型是贮水能力强，如马齿苋、景天和芦荟等，它们的共同特征是叶肥厚多汁，在叶

肉内有发达的薄壁组织，即贮水组织（图 7-78），贮存了大量的水分，以此适应旱生的环境。

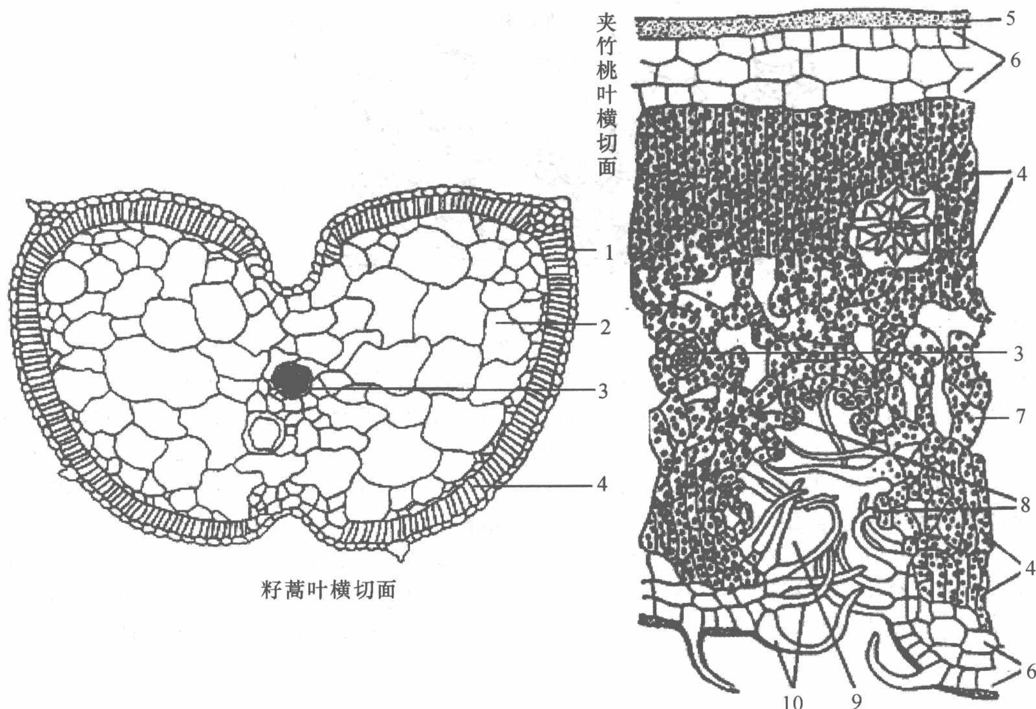


图 7-78　旱生叶的结构

1. 表皮　2. 贮水组织　3. 维管束　4. 栅栏组织　5. 角质层　6. 复表皮　7. 海绵组织　8. 气孔　9. 气孔窝　10. 毛

2. 水生植物叶　由于水生植物部分或完全生活在水中，环境中水分充足，但气体明显不足。对于挺水植物和浮水植物的叶而言，除胞间隙发达或海绵组织所占比例较大外，与一般中生植物叶结构差不多，浮水叶仅上表皮有少量气孔。但对于沉水叶来说，由于环境中除气体不足外，光照强度显然也不够，因此叶的结构和旱生植物不同。沉水叶一般形小甚至细裂成丝状，以增加与水的接触和气体的吸收面；表皮细胞壁薄，角质膜薄或没有角质膜，也无气孔和表皮毛，但表皮细胞具叶绿体，所以吸收、气体交换和光合作用均由表皮细胞进行；叶肉组织不发达，层次少，无栅栏组织和海绵组织的分化；胞间隙特别发达，形成通气组织；导管和机械组织极端退化，如眼子菜等（图 7-79）。

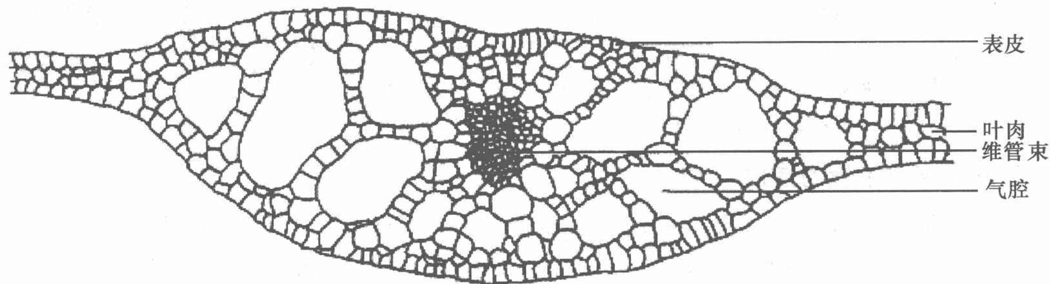


图 7-79　眼子菜叶横切面

（二）阳生与阴生植物的叶

1. 阳生叶　阳地植物长期生活在光线充足的地方，形成了对强光的要求而不能忍受隐蔽，这种植物在阳光直射下，受光受热比较多，周围空气比较干燥，蒸腾作用强烈，因此阳地植物的叶倾向于旱生叶的特征（图 7-80）。旱生植物中，确实有不少是阳地植物，但阳地植物也有不少是湿生甚至是水生的植物。

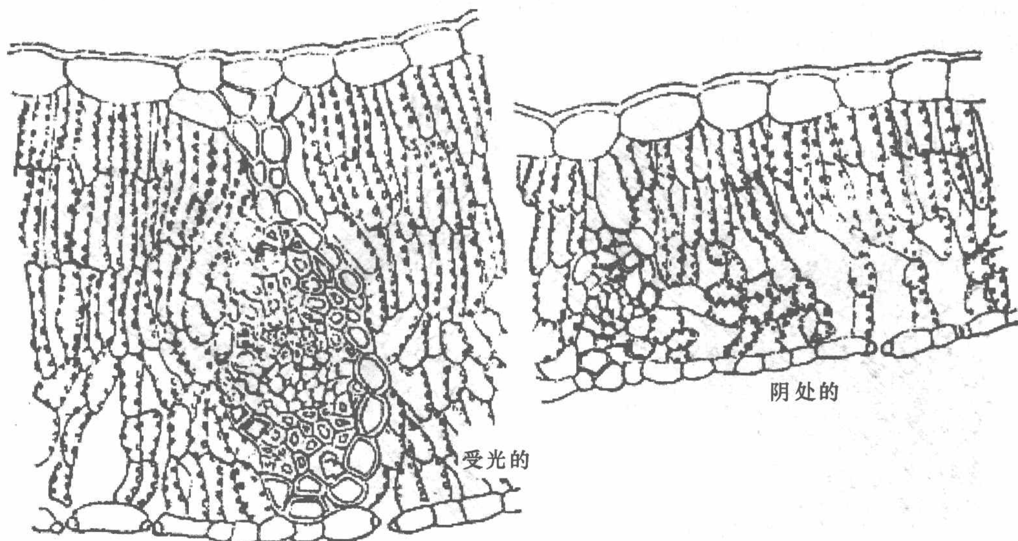


图 7-80　栎树叶片在向阳和荫蔽条件下的解剖结构

2. 阴生叶　阴地植物长期生活在遮蔽的地方，在光线较弱的条件下生长良好而不能忍受强光。一般阴地植物叶片构造特征与阳地植物相反：叶片大而薄，角质层薄，单位面积上气孔数目少；栅栏组织不发达，只有一层；海绵组织发达，占了叶肉的大部分，有发达的胞间隙；细胞中叶绿体大而少，叶绿素含量多，尤其是叶绿素 b 的含量更高(以便能更好地吸收林下的蓝紫光)，有时表皮细胞也有叶绿体；机械组织不发达，叶脉稀疏(图 7-80)。这些特点均有利于光的吸收和利用，因而能适应光线不足的要求。

总之，叶是植物体中容易变化的器官。具有相同的基因型而生长在不同环境下的两株植物，均会对环境条件表现出相应的结构与生理上的适应性。在同一植株中，树冠上面或向阳一侧的叶呈阳生叶特征，而树冠下部或生于阴面的叶因光照较弱呈现阴生叶特点，且叶在树冠上位置越高，表现出越多的旱生特征，这显然与水分的供应有关。

五、落叶与离层

(一)叶的寿命和落叶

叶有一定的寿命，生活期终结时，叶便枯死脱落。叶生活期的长短在各种植物中是不同的。一般植物的叶，生活期为一个生长季。

1. 草本植物　叶随植株死亡，但依然残留在植株上。

2. 木本植物的落叶树和常绿树　落叶树春天新叶展开，秋季脱落死亡。落叶是植物减少蒸腾和营养消耗、度过不良环境的一种适应。温带地区冬季干而冷，根吸水困难，叶脱落仅留枝干，以降低蒸腾；热带地区旱季到来，同样需要落叶来减少蒸腾。常绿树四季常青，叶子也脱落，但不是同时进行，不断有新叶产生老叶脱落，叶的寿命一般较长，可生活多年，衰老的叶脱落，但就全树而言，终年常绿。

(二)叶的衰老和离层的产生

随着秋季的来临，气温持续下降，尤其是日照的渐渐缩短，①叶子的细胞中首先发生各种生理生化变化：叶中的许多物质分解被运回到茎中；叶绿素被破坏而不能重新合成，光合作用停止，而叶黄素和胡萝卜素不易被破坏，同时由于花青素的形成，使叶片由原来的绿色逐渐变为黄色或红色。②与此同时靠近叶柄基部的某些细胞有细胞学和组织学上的变化：这个区域的薄壁细胞分裂产生数层小型细胞，构成离区(图 7-81)；离区中的 1～2 层细胞的呼吸加快，纤维素酶和果胶酶等的大量合成、分泌和活性的提高，大量降解细胞壁中的纤维素和果胶，致使细胞间相互分离，只有维管束还连在一起，这个区域称为离层。离层细胞的支持力量非常脆弱，这时叶片也已枯萎，稍受外力，叶便从此处断裂而脱落。叶脱落后，离层下面的细胞壁

和胞间隙中均有木栓质形成，构成保护层，可以保护叶脱落后所暴露的表面，避免水分的丧失和病虫害的伤害。花、果的脱落过程与落叶类似。

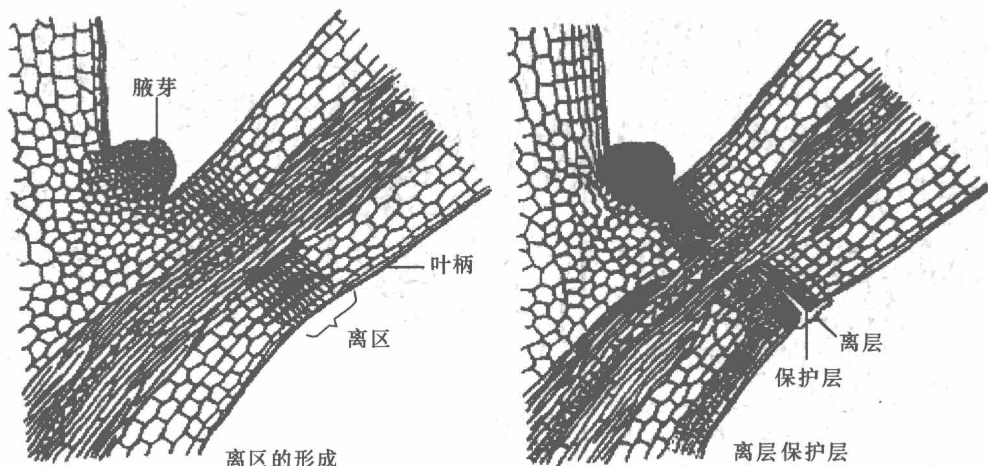


图 7-81　离区的离层和保护层结构示意图

日照等外界因素的变化是通过生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸和乙烯等激素的产生来完成离层的形成和落叶落花落果的。其中，前两者有抑制作用，而后三者有促进作用。

六、叶的变态

(一)苞片和总苞

生于花柄基部的变态叶称苞片，一般较小，绿色，但亦有大形而呈各种颜色的。数目多而聚生在花序基部的苞片总称为总苞。苞片和总苞有保护花和果实的作用，有些还有吸引昆虫的作用，如鱼腥草的大而白色的总苞。

(二)叶　刺

由叶或托叶变成刺状而形成，如仙人掌类植物肉质茎上的刺和小檗属茎上的刺以及刺槐、酸枣叶柄两侧的托叶刺，均为叶刺，它们都着生于叶或托叶的位置上，叶腋处有叶芽，叶芽可发育为侧枝(图 7-82)。

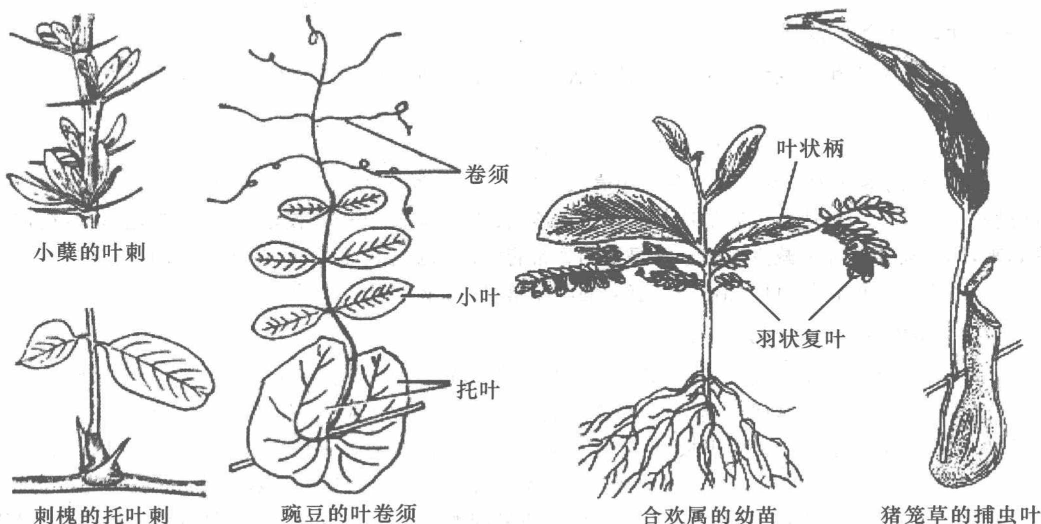


图 7-82　叶变态的几种类型

（三）叶卷须

由叶或叶的一部分变成卷须，如豌豆和野豌豆羽状复叶先端的一些小叶片变成卷须（图 7-82），菝葜属的托叶变成卷须，借以攀缘向上，都称叶卷须。

（四）叶状柄

有些植物的叶片完全退化，而叶柄变为扁平的叶状体，代行叶的功能，称为叶状柄，如我国南方的台湾相思树，只有在幼苗时期出现几片正常的二回羽状复叶，以后小叶片退化，仅存叶状柄（图 7-82）。

（五）鳞　叶

叶的功能特化或退化成鳞片状，称鳞叶。如在某些木本植物芽的外围，由叶变态的鳞叶包围，起保护幼芽作用，亦称芽鳞；另外，在地下茎如藕、荸荠的节上也生有膜质干燥的鳞叶，为退化叶；在鳞茎上，鳞叶肥厚多汁，含有丰富的贮藏养料，如洋葱、百合的鳞叶。

（六）捕虫叶

少数植物具有捕食动物的功能，这类植物多生活于缺氮的环境中，这些植物被称为食虫植物。食虫植物叶发生变态，能捕食小虫，称为捕虫叶。捕虫叶特化成囊状（狸藻）、盘状（茅膏菜）和瓶状（猪笼草），利于捕食小虫，同时仍具叶绿体，既能进行光合作用又能消化分解动物性食物。猪笼草的捕虫叶呈瓶状（图 7-82），瓶顶端有盖，盖的腹面有蜜腺，通常瓶盖打开着，散发着独特的气味，昆虫受到诱惑，为了到达蜜腺，不得不爬到瓶口，结果往往坠入瓶中，被瓶中的消化液消化并吸收。

变态是植物的营养器官在适应不同的环境和功能时，形态和结构上发生的可以遗传的变化。在变态器官中，一般将器官功能不同而来源相同的，叫同源器官，如枝刺、根状茎、块茎和茎卷须等为同源器官；而来源不同但功能相同的叫同功器官，如块根与块茎，虽然从来源上看，前者为根，后者为茎，但均有贮藏的功能。

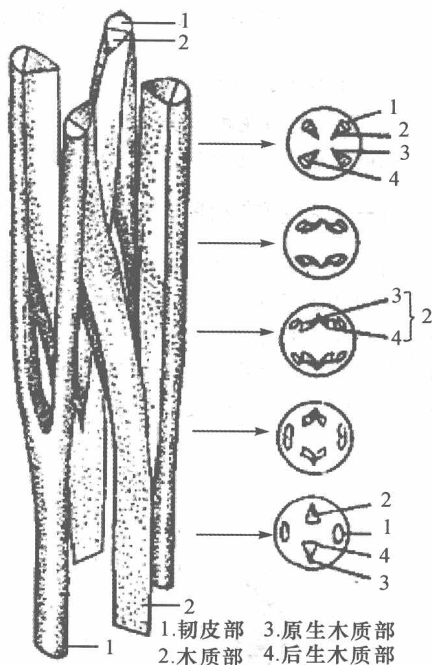


图 7-83　初生生长阶段的双子叶植物根茎过渡区

综上所述，植物体的各营养器官之间的结构是相互联系的。虽然根茎叶的结构不同，但其表皮、皮层和维管组织共同构成了一个统一的整体，彼此互相联系。根、茎、叶的表皮形成了表面的保护体系，表皮之下是皮层，其联系简单；而维管组织的联系则较为复杂，如图 7-83。

第六节　花

在低等植物中，生殖结构简单，多是单个细胞；在高等植物中，生殖结构由多个细胞组成。在被子植物中生殖结构最为复杂，出现了花。被子植物营养生长至一定阶段，在光照、温度因素达到一定要求时，就能转入生殖生长阶段，一部分或全部茎的顶端分生组织不再形成叶原基和芽原基，转而形成花原基或花序原基（图 7-84），这时的芽就称为花芽。花芽形成花的各个部分，在花的生长发育过程中产生大、小孢子并分别发育形成雌、雄配子体，产生雌、雄配子，经有性生殖过程，产生果实与种子。被子植物的有性与无性过程均发生在花中。

一、花的组成与基本结构

德国的哲学家和博物学家歌德（Goethe）最早提出植物的一切器官共同性的观点和多样的植物器官统一性的观点，认为花是适应于繁殖功能、节间极其缩短的变态枝。花的各部分从形态上看具有叶的一般性

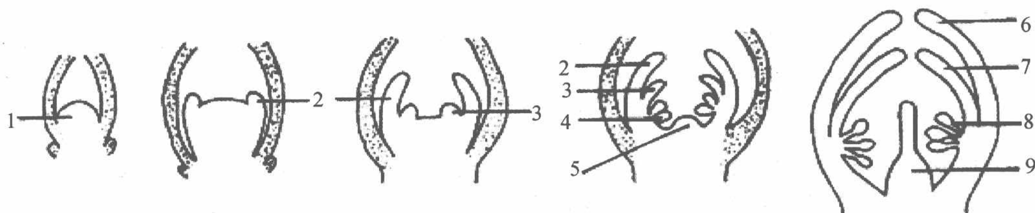


图 7-84　梅(*Prunus mume*)的花芽分化图解

1. 顶端分生组织　2. 花萼原基　3. 花瓣原基　4. 雄蕊原基　5. 雌蕊原基　6. 花萼　7. 花瓣　8. 雄蕊　9. 雌蕊

质,花是不分支的变态短枝。

一朵完整的花可以分成四个部分(图 7-85):花柄、花托、花被和花蕊。花蕊包括雄蕊群和雌蕊群。

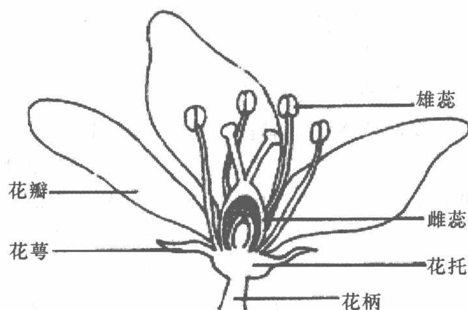


图 7-85　花的结构

(一)花柄和花托

花柄(花梗)是着生花的小枝。花柄的顶端部分为花托,花的其他部分按一定方式着生于花托上。较原始的花托为柱状,花的各部分螺旋排列其上,如玉兰。随植物的演化,在不同植物群中花托呈现不同的形状,在多数种类中,花托缩短,在某些种类中花托凹陷呈杯状甚至呈筒状(图7-86)。

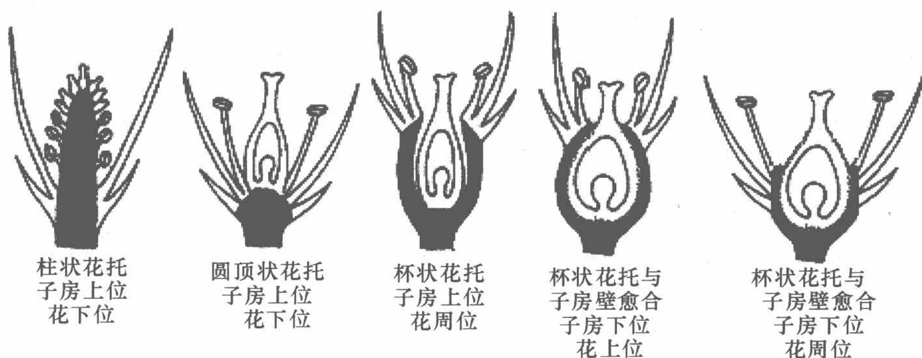


图 7-86　几种不同形状的花托及子房的位置与花的位置

(二)花　被

花被着生于花托边缘或外围,有保护作用,有些植物的花被还有助于传送花粉。很多植物的花被分化成内外两轮,称两被花。外轮花被多为绿色,称花萼,由多片萼片组成;内轮花被多有鲜艳的颜色,称花冠,由多片花瓣组成。有些植物的花被没有分化成两部分,称同被花,如百合属的花。有些植物的花被仅存一轮,另一轮退化,为单被花。有的植物无花被,如桦属的花,称为无被花。也有些植物的花有数轮花瓣,称为重瓣花,如月季花。

1. 花萼　花萼的各萼片之间有的分离,称为离萼,如油菜;有的彼此联合则称为合萼,如棉。合萼的基部为萼筒,上端的分离部分为萼裂片。如果花萼的各萼片排成两轮,外轮的称为副萼。有的植物花萼在果实成熟后仍然存在不脱落,这种花萼称为宿存萼,如茄、柿等。

2. 花冠类型　由于花瓣的离合,花冠筒的长短,花冠裂片的形状和深浅等不同,形成各种类型的花冠,常见的花冠有如图 7-87 所示的八种。蝶形花冠的花瓣五片,排列成蝶形,最上一瓣叫旗瓣;两侧的两瓣叫翼瓣,为旗瓣所覆盖,且常较旗瓣小;最下二瓣位于翼瓣之间,其下缘常稍合生,叫龙骨瓣。其中,筒状、漏斗

状、钟状、轮状以及十字形花冠，各花瓣的形状、大小基本一致，常为辐射对称。唇形、舌状和蝶形花冠，各花瓣的形状、大小不一致，常呈两侧对称，也有些植物的花是不对称的，如美人蕉的花。

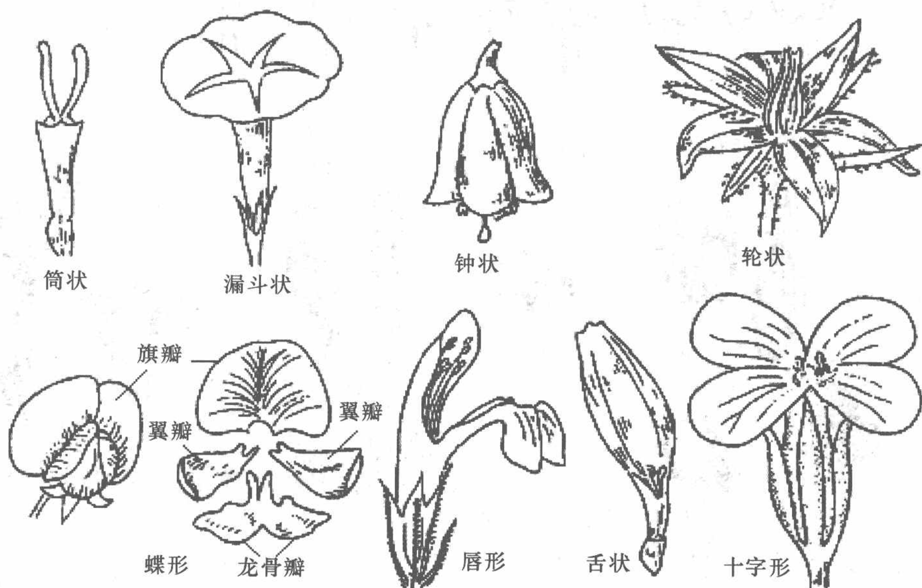


图 7-87　花冠类型

3. 花瓣与萼片或其裂片的排列方式　花瓣与萼片或其裂片在花芽中的排列方式，因植物种类的不同而有所不同。常见的有下列几种(图 7-88)。



图 7-88　花瓣片排列方式

(1)镊合状　指花瓣或萼片各片的边缘彼此接触，但不覆盖，如茄、番茄等。

(2)旋转状　指花瓣或萼片每一片的一边既覆盖着相邻一片的边缘，而另一边又被另一相邻片的边缘所覆盖，如棉花。

(3)覆瓦状　和旋转状相似，只是各片中有一片或二片完全在外，另一片完全在内，如油菜等。

(三)雄蕊群

雄蕊群是一朵花中雄蕊的总称，由多数或一定数目的雄蕊组成。多数植物的雄蕊可分化成花药与花丝两部分。

1. 花药着生方式　花丝上着生花药，花药在花丝上着生的方式可有多种(图 7-89)。花丝顶端直接与花药基部相连的称为底着药；花药背部全部贴生于花丝上的称为背着药或贴着药；花药背部的点着生在花丝顶端的称为丁字着药；花药朝向雌蕊一面生长的称为内向药，相反为外向药。

2. 花药的开裂方式　花药即花粉囊，其内产生花粉，花药相当于裸子植物的小孢子囊。花粉成熟时花药开裂，花粉散出。不同植物花药开裂方式也有所不同(图 7-89)。有的花粉囊上部裂开一孔，也有的花粉囊上裂出一瓣片。

3. 雄蕊群的类型　雄蕊常随植物的种类不同而不同，其主要的类型如图 7-89 所示。一朵花中的花丝连合成一体的雄蕊群称为单体雄蕊。一朵花中的 10 枚雄蕊，有 9 枚花丝连合，一枚单生，形成二束的雄蕊群称为二体雄蕊。一朵花中的雄蕊的花丝连合成若干束的雄蕊群称为多体雄蕊。花药合生，花丝分离的雄

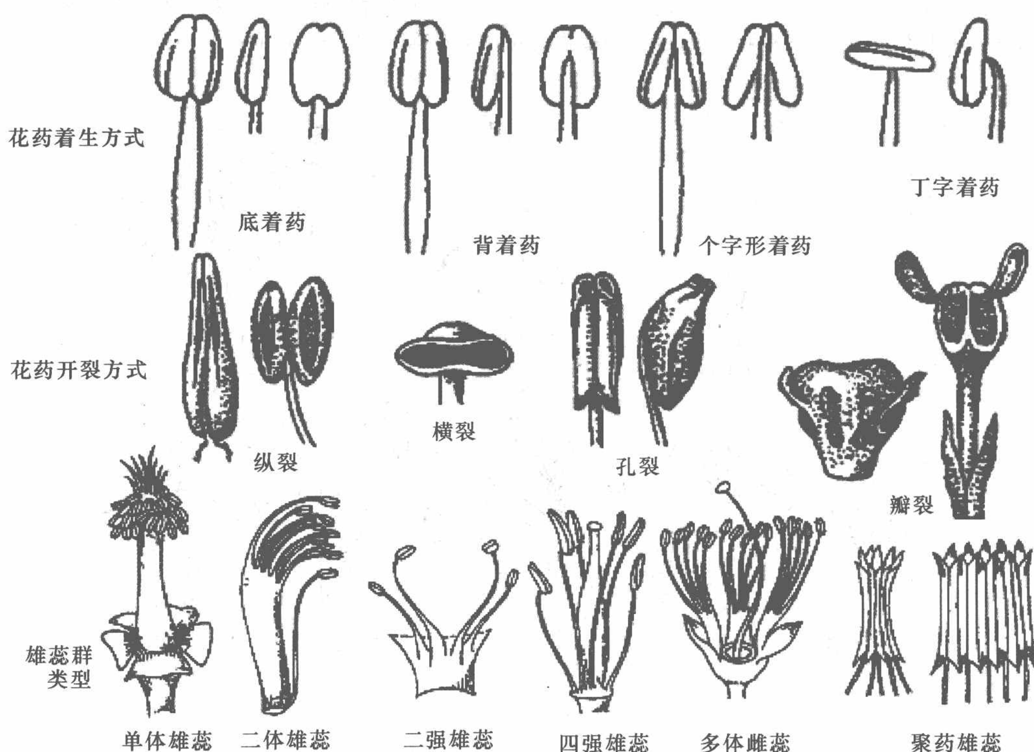


图 1-89　花药着生方式、花药开裂方式和雄蕊群类型

蕊群称为聚药雄蕊。雄蕊 4 枚，2 枚长，2 枚短构成二强雄蕊。雄蕊 6 枚，4 枚长，2 枚短的雄蕊群称为四强雄蕊。

(四)雌蕊群

雌蕊群指一朵花中雌蕊的总称。一朵花中，可有一或多枚雌蕊。

1. 心皮　雌蕊可由一或多个单位构成，组成雌蕊的单位称心皮，是具生殖作用的变态叶(图 7-90)。在一花中仅由一个心皮组成的，称单雌蕊；多数植物雌蕊群有多个心皮，其中有的植物的多个心皮彼此分离，称离生单雌蕊(也属单雌蕊)；有的植物仅一枚雌蕊，但雌蕊由多心皮联合形成，称合生雌蕊(复雌蕊)。在不同植物中，合生雌蕊心皮的联合程度不同(图 7-91)。在离生雌蕊中，每一心皮两侧的边缘愈合，而在合生雌蕊中，不同心皮的两侧边缘愈合。心皮边缘愈合之处的缝线称腹缝，心皮中肋处称为背缝。



图 7-90　心皮

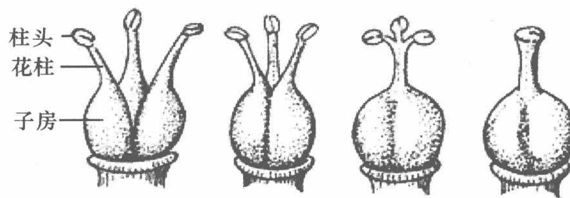


图 7-91　离生单雌蕊和复雌蕊

A. 离生单雌蕊　B、C、D. 不同程度合生的复雌蕊

2. 雌蕊的结构　雌蕊一般可分为柱头、花柱和子房三部分(图 7-90)。

(1)柱头　柱头位于雌蕊的顶端，多有一定的膨大或扩展，是接受花粉的部位。柱头表皮细胞呈乳突状、毛状或其他形状，柱头有湿型和干型两类。湿型柱头在传粉时表面有柱头分泌液，含有水分、糖类、脂类、酚类、激素和酶等，可黏附花粉，并为花粉萌发提供水分和其他物质，如棉属、烟草等植物的柱头。干型

柱头表面无分泌液，其表面亲水的蛋白质表膜能从膜下的角质层中断处吸取水分，如小麦、水稻等植物的柱头。

(2)花柱 花柱是连接柱头与子房的部分，分为空心的与实心的两类。空心花柱中空，中央是花柱道，实心花柱中央是引导组织，花粉管穿过引导组织进入子房。

(3)子房 子房是雌蕊基部膨大的部分，着生于花托上；子房内中空部分称子房室，不同植物子房室的数目有所不同，离生雌蕊的子房仅一室，合生雌蕊的子房可有一室或多室，多室的子房其子房室的数目与心皮的数目相同，这是因为这类合生雌蕊的心皮边缘愈合后向内卷入，在中央汇集形成一中轴。合生雌蕊一室的子房有两种情况：多个心皮仅在边缘愈合(图 7-92)；多室子房的纵隔膜消失，留下一中央轴。子房室内心皮腹缝线处或中轴处着生胚珠，胚珠为一卵形结构。子房室中胚珠数目因种而异，为一至多个。

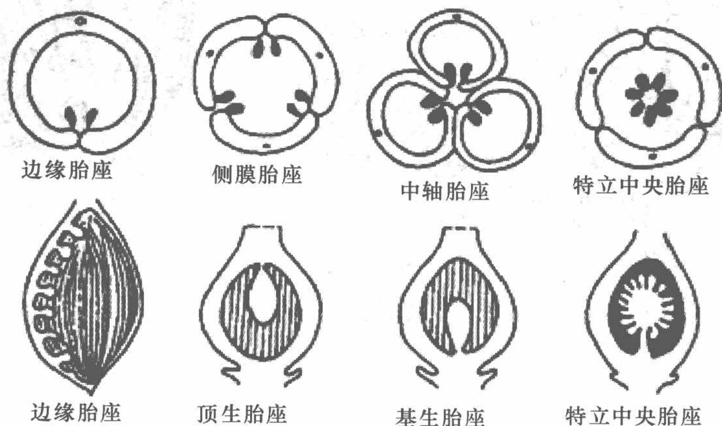


图 7-92 胎座的类型

(4)胎座及其类型 胚珠着生处的肉质突起称为胎座。胎座因心皮的数目和心皮连接的情况有不同类型(图 7-92)。离生单雌蕊的子房是边缘胎座式；合生雌蕊类型中，多室子房的是中轴胎座式；心皮边缘愈合形成 1 室子房的为侧膜胎座式；多室子房纵隔消失，胚珠生于中央轴上的是特立中央胎座式；此外还有顶生胎座式与基底胎座式；而睡莲的胎座是一种原始的胎座类型——全面胎座式，胚珠生在隔膜的各个面。

以上各结构都具备的花是完全花，如桃；缺其中一或两种结构的为不完全花。如杨属的花是无被花，花萼花冠皆无；铁线莲仅有花萼，缺少花冠，为单被花；一朵花中雌蕊和雄蕊都有的为两性花；缺少一种花蕊的为单性花，其中仅有雄蕊的为雄花，仅具雌蕊的为雌花，如黄瓜；有花被而无花蕊的为无性花或中性花，如向日葵花盘的边花。雌花与雄花生于同一植株的，为雌雄同株，如黄瓜；雌花与雄花生于不同植株的为雌雄异株，如杨属。两性花与单性花共同生于一植株上的为杂性同株，如柿。

(五)禾本科植物花的结构

禾本科植物的花在形态和结构上比较特殊，与一般的花不同。现以小麦为例来加以说明。

小麦的花穗是一个复穗状花序。每一个小穗基部有 2 片坚硬的颖片，称外颖和内颖，相当于复穗状花序基部的总苞片。颖片之内有几朵小花，一般基部的 2 或 3 朵能正常发育、结实，称为能育花；上部的几朵为结构不完全的不育花。每朵能育小花的外面有 2 片鳞片状的稃片包住，外面的一片称外稃，是小花基部的苞片，有的小麦品种外稃的中脉明显延长成芒；里面的一片称内稃。内稃基部内侧的两侧各有一个小的囊状突起，称为浆片。内稃和浆片是由花被退化而成的。开花时，浆片吸水膨胀，使内、外稃张开，露出花药和柱头。花的中央有 3 个雄蕊和 1 个雌蕊。雄蕊花丝较长，花药较大；雌蕊具有 2 个羽毛状柱头，花柱不显著，子房一室。不育花只有内外稃，没有花蕊(图 7-93)。水稻的花基本和小麦花相同，主要区别是水稻花有 6 个蕊(图 7-94)；另外，水稻的一个小穗含 3 小花，其中 2 个退化，仅存外稃。

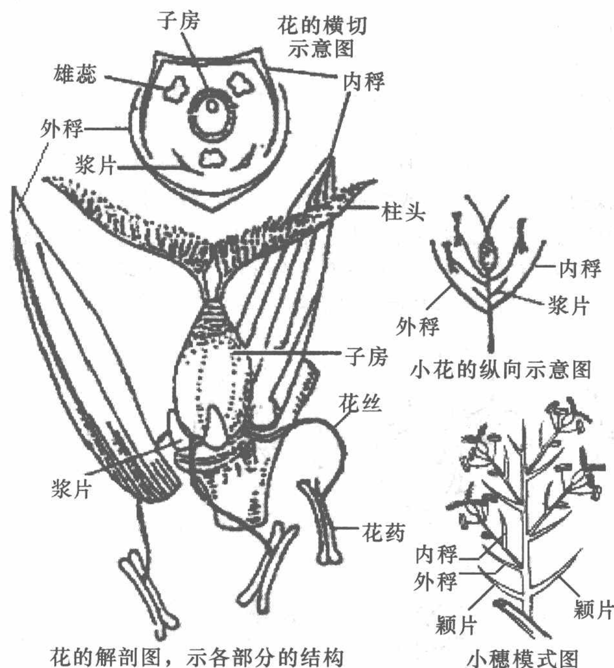


图 7-93 禾本科植物花的结构

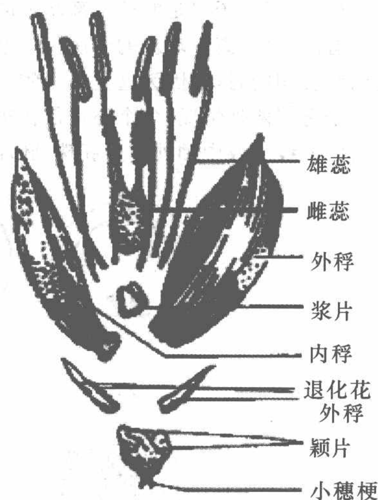


图 7-94 水稻小穗的组成

二、花各部分结构的多样性及其演化

在每一种植物中，花的形态是相对固定的。植物在长期的系统演化过程中花的形态不断演化，在被子植物的不同类群中，花的形态有较大的变异，因而花部特征可作为被子植物分类的主要依据之一。从各类被子植物花各部分的形态结构特点中，可看到存在着以下的演化趋势。

(一)花部数目的变化

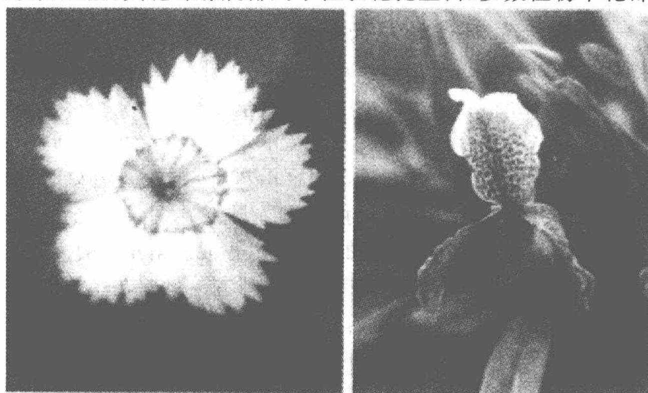
花部数目的变化是从多而无定数到少而有定数。玉兰等较原始的被子植物，雄蕊和雌蕊多而无定数；在大多数被子植物中，花被、雄蕊、雌蕊数目减少，稳定在 3 数(多为单子叶植物)、4 数和 5 数(多为双子叶植物)，或为 3、4、5 的倍数。花被相对稳定的数目称花基数。花部的数目在演化中趋向于退化减少，如紫丁香为 4 数花，仅有 2 枚雄蕊，另 2 枚在演化中退化消失。

(二)排列方式的变化

在较原始的被子植物中花部呈螺旋状排列，如玉兰，其花部螺旋排列于柱状花托上；在多数植物中花部呈轮状排列，花部呈轮状排列的花托多呈平顶状，如白菜。

(三)对称性的变化

花部在花托上排列，会形成一定的对称面。通过花的中心能作出多个对称面的，为辐射对称，这种花也称为整齐花，如桃、石竹。如果通过中心只能作出一个对称面，为两侧对称，这种花也称为不整齐花，如兰科植物的花(图 7-95)。



辐射对称（整齐花） 两侧对称（不整齐花）

图 7-95 花的对称性

(四)子房位置的变化

如图 7-86 所示，原始类型的花托为柱状，在演化中渐成为圆顶状或平顶状，子房

着生在花托上，仅底部与花托相连，这种情况称为子房上位。有些植物的花托在演化中进一步中央凹陷，形成凹顶状即杯状，这种凹陷的程度在不同植物中是有所不同的：在月季等蔷薇科植物中，花托凹陷虽很深，子房着生在花托底部，仅子房底部与花托相连，子房壁与花托并不愈合，仍属子房上位。如果凹陷的花托包围子房壁并与之愈合，仅留花柱和柱头露在花托外，这种情况为子房下位，如苹果等。子房壁下半部与花托愈合，花萼花冠及雄蕊生于子房上半部的周围，为子房半下位（又称子房中位），如虎耳草等。由于下陷花托与子房壁的愈合，下位及半下位子房较好地受到保护。

相对于子房位置，花的位置也有上位花、下位花和周位花等。

花各部分的演化是多方面的。在一种植物中，花的演化趋势并不一定是同步的，如苹果，其花萼、花冠离生，雄蕊多数，是原始的表现，而其子房下位又是进步的特征。此外在栽培植物中花各部分的相互转变也很常见，很多重瓣花的雄蕊减少，花瓣增多，在芍药中可观察到有些花瓣上有残存的花药。

三、花　序

有些被子植物的花是单生花，即一朵花单生于枝顶，如玉兰、桃，更多被子植物的花是多朵花按一定规律排列在一总花柄上，称为花序，总花柄称为花序轴或花轴。每一花的花柄或花序轴基部生有苞片。有的苞片密集在一起形成总苞，如向日葵。花序有多种，可归为无限花序和有限花序两类。

（一）无限花序

无限花序的特点是在开花期间其花序轴可继续生长，不断产生新的苞片与花芽，开花的顺序是花序轴基部的花或边缘的花先开，顶部花或中间的花后开。

无限花序有多种形式，是根据其花序轴的变化，每一朵花的花柄的有无，是否单性花等划分的，表 7-3 和图 7-96 中归纳了常见的几种无限花序。

表 7-3　几种常见的简单无限花序

花序名称	花序轴	花柄	花	代表种类
总状花序	花轴较长	较长	两性花	油菜
伞房花序	花轴较长	上层花柄短，下层花柄长	两性花，各花排列于一平面上	苹果，梨
伞形花序	花轴短缩，大部分花生在花轴顶端	花柄等长	两性花，各花排列呈圆顶形，开花顺序由外向内	人参
穗状花序	花轴直立，较长	无花柄	两性花	车前
葇荑花序	柔软下垂或直立，花后整个花序一起脱落	无，或具短柄	单性花，无花被或具花被	杨、柳的雌、雄花序，栗的雄花序
肉穗花序	肥厚、肉质化，粗短	无花柄	单性花，有的具一大型苞片，称佛焰苞	玉米（无佛焰苞），半夏（具佛焰苞）
头状花序	极度缩短膨大，扁平，苞叶常集成总苞	无花柄	多两性花	向日葵
隐头花序	膨大而呈凹陷状	无花柄	单性花生于凹陷的花序轴内壁上，雄花在上，雌花在下	无花果

以上所列花序都是花序轴不分支的简单花序；还有一些无限花序的花轴有分支，每一分支也是以上所述的一种无限花序，这类花序为复合花序。常见的复合花序有圆锥花序（复总状花序），即花轴分支上生有总状花序，如紫丁香、水稻等；复穗状花序，其花轴分支 1 或 2 次，每一小枝为一穗状花序，称小穗，如小麦，大麦等；复伞形花序，花轴呈伞形分支，如胡萝卜、茴香、芹菜等伞形科植物；还有复伞房花序、复头状花序等（图 7-97）。

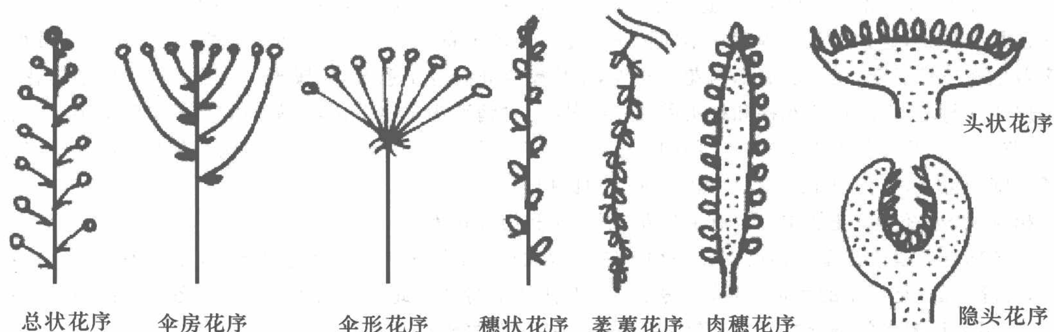


图 7-96　几种常见的简单的无限花序模式图

(二)有限花序

有限花序也称聚伞花序,不同于无限花序的是有限花序的花轴顶端的花先开放,花轴顶端不再向上产生新的花芽,而是由顶花下部分化形成新的花芽,因而有限花序的花开放顺序是从上向下或从内向外。有限花序可分为以下几种类型(图 7-98)。

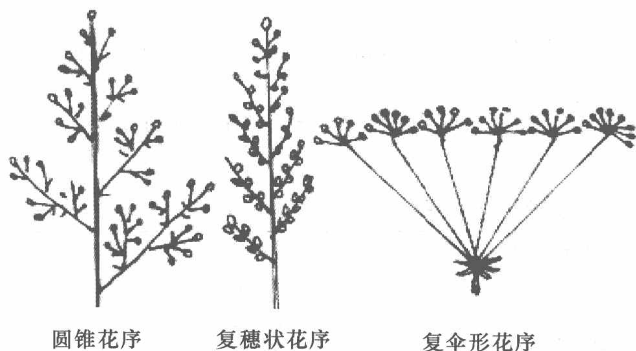


图 7-97　常见的几种复合花序

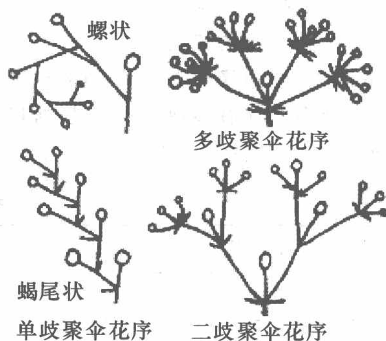


图 7-98　聚伞花序

单歧聚伞花序,主轴顶端先生一花,其下形成一侧枝,在枝端又生一花,如此反复,形成一合轴分支的花序轴。二歧聚伞花序,也称歧伞花序,是主轴顶端花下分出两个分支,如此反复分支。多歧聚伞花序,主轴顶花下分出 3 数以上的分支,各分支又形成一小的聚伞花序,如泽漆(因花梗短而密集而称密伞花序),益母草(花无梗,数层对生而称轮伞花序)等。

第七节　果　实

植物的传粉意味着开花的结束和果实发育的开始。在传粉以后,花药、花瓣衰老脱落,子房中会发生受精作用,通常在成功地受精以后,胚珠发育成种子,子房发育成果实。在被子植物中,果实包裹种子,不仅起保护作用,还有助于种子的传播。不同植物果实的差异还可作为植物分类的重要依据。

一、果实的结构

由子房发育而成的果实称为真果,如水稻、小麦、玉米、棉花、花生、柑橘、桃、茶的果实。有些植物的果实,除子房参与以外,果实的大部分却是由花托、花被、花丝,甚至是整个花序参与发育而成的,如苹果、瓜类、草莓、菠萝等的果实,这类果实称为假果。

(一)真果的结构

真果的结构比较单纯,外为果皮,内含种子。果皮是由子房壁发育而成,可分为外果皮、中果皮和内果

皮三层。

1. 外果皮　外果皮有时是指果实的表皮，如水稻、豌豆、巢菜等；有时是指表皮与某些邻近的组织，如大豆、桃等。外果皮上常有气孔、角质、蜡被、表皮毛等。

2. 中果皮　中果皮在结构上的变化很大，有时是由许多富有营养的薄壁细胞组成，成为果实中的肉质可食部分，如桃、杏、李等；有时在薄壁组织中还含有厚壁组织；有些植物，如荔枝、花生、蚕豆等，果实成熟时，中果皮常变干收缩，成为蜡质或革质，或为疏松的纤维状，维管束多分布于中果皮。

3. 内果皮　内果皮的变化也很大，有的内果皮里面生出很多大而多汁的毛，像柑橘、柚子的果实，供食用的主要就是内果皮上的多细胞的表皮毛；有的坚硬如石，含有大量的石细胞，如桃、李、椰子等；有的在果实成熟时，细胞分离成浆状，如葡萄。

为明确真果的结构，现再举例说明如下：

(1)桃果实的结构　桃是由一个心皮的子房发育而成的果实。果皮明显地分为外、中、内三层。外果皮为一层表皮和数层厚角组织构成；中果皮为大型的薄壁细胞及维管束构成，肉质，是食用的主要部分；内果皮坚硬，由许多木栓化的石细胞构成，内面含有一颗种子(图 7-99)。

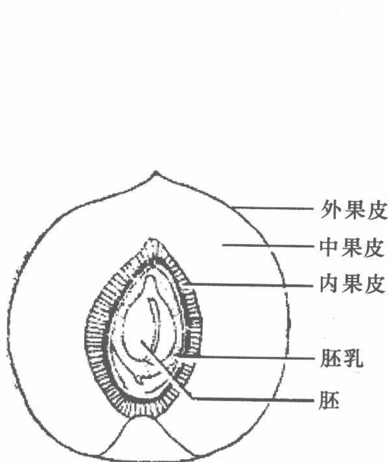


图 7-99　桃果实的纵切面

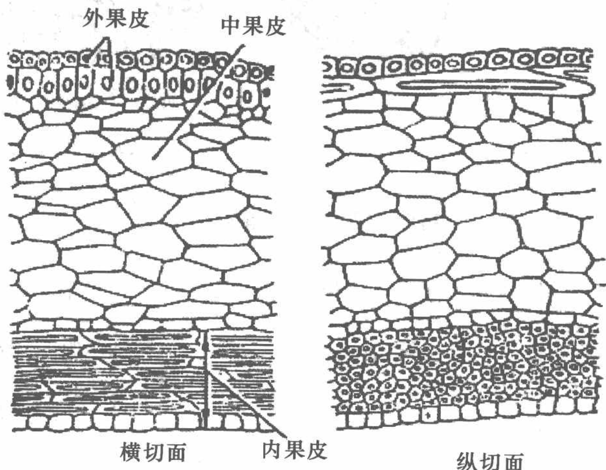


图 7-100　大豆荚果的果皮

(2)大豆荚果的结构　外果皮为表皮与表皮下的厚壁细胞组成；中果皮为薄壁组织；内果皮则为几列厚壁细胞。荚果有两条开裂线，一条在心皮边缘连合处即腹缝处，另一条沿着中央维管束即背缝线。果皮内含有数枚种子(图 7-100)。

(3)小麦颖果的结构　小麦颖果与水稻的颖果相似，颖果的果皮较薄，与种皮愈合，是含有单粒种子的果实(图 7-101)。因此，不能把颖果与种子混为一谈。

(二)假果的结构

假果的构造比较复杂，除由子房发育成果皮以外，还有其他部分参与果实的形成。例如梨、苹果的食用部分，主要是花筒发育而成，外层有一些花托组织，由子房发育而成的部分很少，位于果实中央。外、中、内三层果皮仍能区分，内果皮以内为种子(图 7-103)。花至果实和种子的发育关系归纳为图 7-102 所示。

二、果实的类型

(一)根据花与果实的结构分类

1. 以发育成果实的是一朵花还是花序为依据　由一朵花发育而来的是单果或聚合果，由整个花序一同发育形成一个果实，称为聚花果，也称复果，菠萝、无花果、桑的果实都是聚花果(图 7-104)。一朵花中仅有一枚雌蕊的，无论其花的雌蕊是单心皮构成的还是多心皮合生的，所形成的果实都称为单果。一朵花中具有多枚离生雌蕊的，每一雌蕊形成一小果，一朵花内有多枚小果聚合而成，称聚合果，例如草莓、牡丹、八角等(图 7-104)。

2. 以果皮的来源为依据　可根据是否有子房以外的结构参与果实的形成，将果实分为真果和假果两大

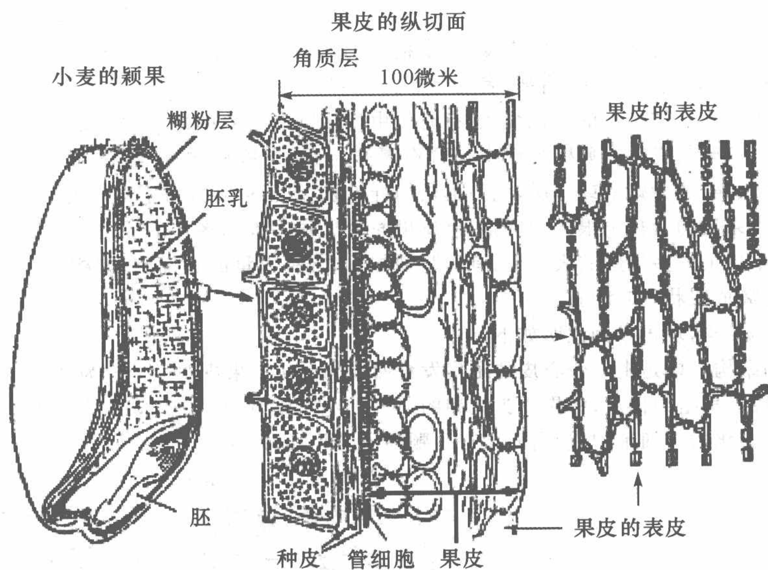


图 7-101 小麦的果皮

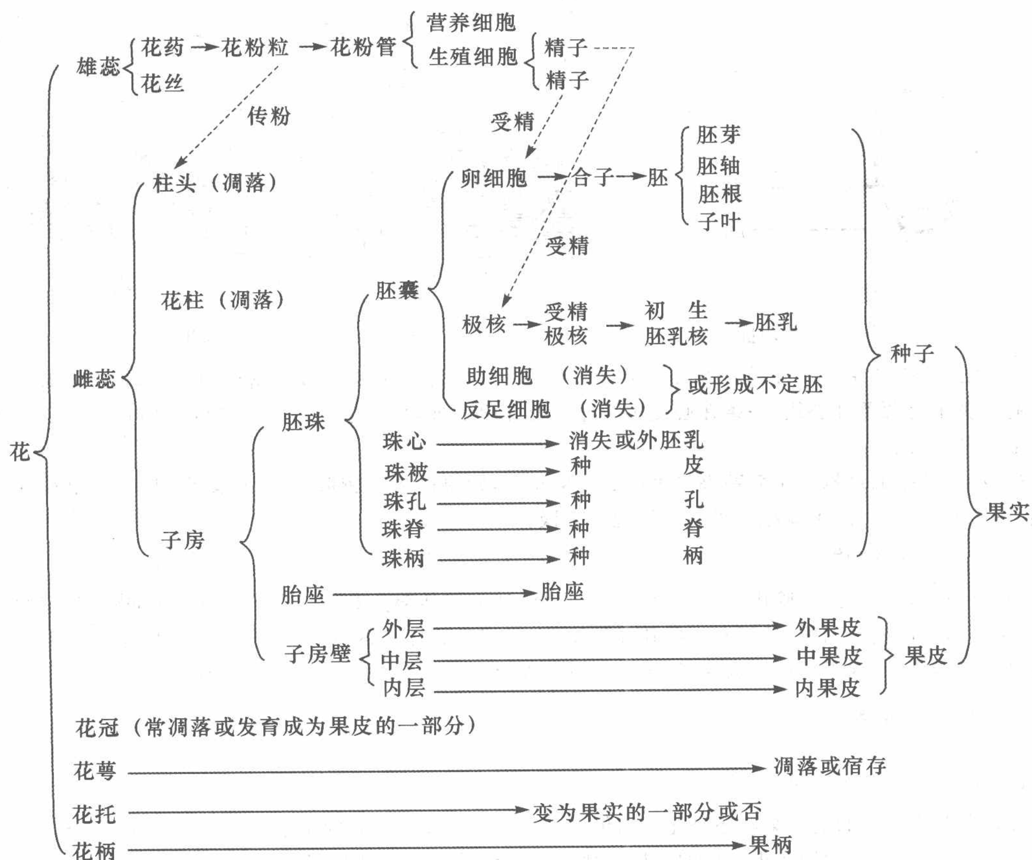


图 7-102 花与果实和种子的发育关系

类。草莓是由花托参与形成的聚合果，菠萝是由花序轴参与形成的聚花果，还有单果中的瓠果和梨果都属于假果。

葫芦科植物的果实属于瓠果，如南瓜、黄瓜、冬瓜等。这类植物的花有三个心皮，子房下位，花托与子房

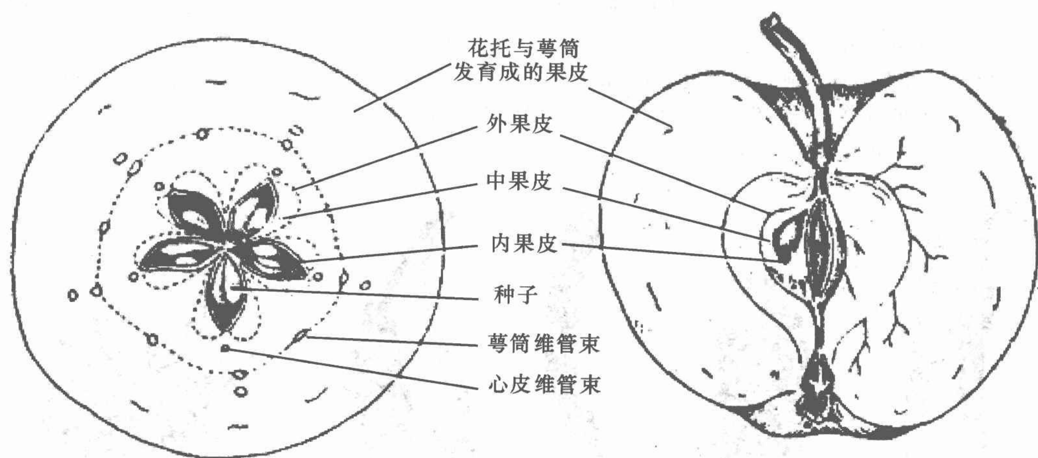


图 7-103　苹果果实的纵切面和横切面

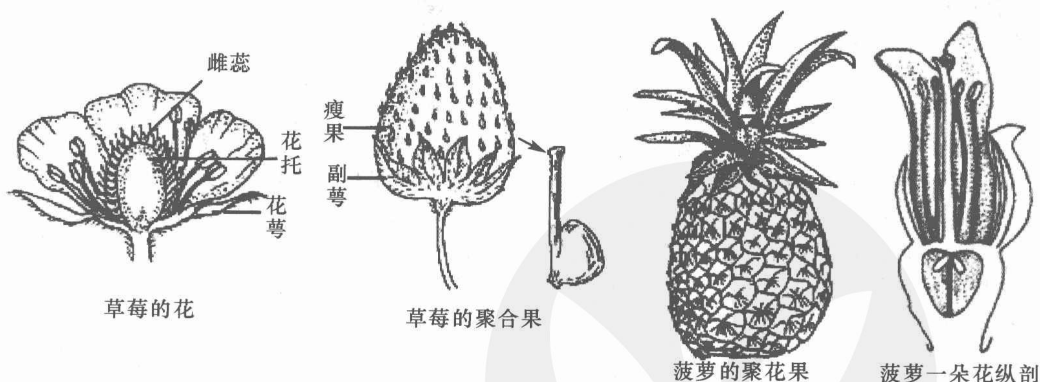


图 7-104　聚合果与聚花果

共同参与果实的发育,花托与外果皮之间区分明显。南瓜和冬瓜的可食部分为中果皮和内果皮,在西瓜中可食部分主要为肉质化的胎座。

梨果为子房下位的花所形成,下陷花托与心皮愈合,在形成果实时,花托部分膨大成为肉质的可食部分。花托、外果皮和中果皮之间无明显界限且都肉质,内果皮细胞木质化、壁厚、较硬。苹果、梨等的果实是典型的梨果(图 7-103)。也有学者认为梨果的"花托"部分是花萼、花被与雄蕊基部合生成的结构,将其称为花筒。

(二)根据果实成熟时果皮的性质分类

以果实成熟时果皮的性质,分为肉果和干果,肉果和干果又各分为几种类型。

1. 肉果　肉果为成熟时果皮肉质化,常肥厚多汁的果实。根据果皮的来源与性质,肉果可分为浆果、核果和梨果。也有的按 5 类划分:浆果、柑果、瓠果、核果和梨果。

浆果的果皮除最外层以外都肉质化,通常由多心皮的雌蕊发育而来,含数枚种子。葡萄、番茄和柿子等都属浆果。在番茄中,除中果皮与内果皮肉质化外,胎座也肉质化。

柑橘类的果实也是一种浆果,特称柑果或橙果,是由多心皮具中轴胎座的子房发育而成。其外果皮为革质,中果皮髓质,内果皮膜质,分为数室,室内生有多个汁囊,汁囊来自于子房内壁的毛茸,为可食部分。橘、柚、柠檬等的果实都是柑果。橘的中果皮退化,仅余维管束,即所谓橘络,故其外果皮易于剥离。柑、柚等的中果皮不呈退化状态,外果皮不易剥离。瓠果也属浆果。

核果一般由单心皮的雌蕊发育形成,内有一枚种子。成熟的核果果皮明显分为三层:外果皮膜质,中果皮肉质多汁,内果皮木质化、坚硬。桃、杏、梅等果实都属核果。

2.干果　对此类果实发育中的生理变化研究很少。随果实的发育成熟，果皮渐变干燥、变硬。根据成熟时果皮是否开裂分为裂果与闭果两类，每类又有多种不同类型。

(1)裂果　裂果的果实成熟后果皮裂开，散出种子。根据雌蕊中心皮数目、开裂方式，又分为以下类型。

①荚果　荚果由单心皮子房发育形成。成熟的果实多数开裂，其开裂方式是沿心皮背缝与腹缝同时开裂，大豆、豌豆等属此类果实(图 7-105)。



图 7-105　几种荚果和几种蓇葖果

②蓇葖果　蓇葖果由单心皮的雌蕊或离生心皮雌蕊发育形成。成熟时沿心皮背缝或腹缝纵向开裂。牡丹、八角、梧桐等的是沿腹缝开裂的，玉兰是沿背缝开裂的。蓇葖果是原始类型的果实(图 7-105)。

③蒴果　蒴果由合生心皮的子房发育形成的果实。子房一室或多室，每室多粒种子。成熟果实具多种开裂方式。沿心皮背缝纵裂的为室背开裂，如棉、紫花地丁；沿心皮腹缝开裂的为室间开裂，如烟草、秋水仙等；果实成熟时子房各室上方裂开形成小孔的称孔裂，如罂粟属；果实成熟时沿心皮周围裂开称周裂，如马齿苋(图 7-106)。

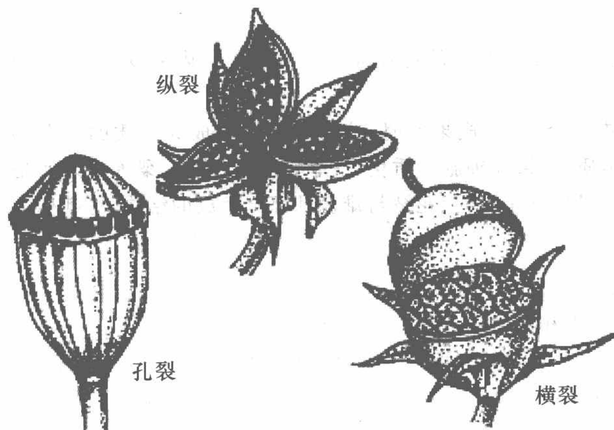


图 7-106　蒴果及其开裂方式

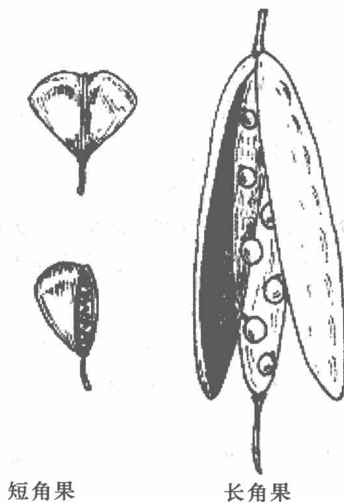


图 7-107　角果

④角果　由两心皮的雌蕊发育形成。侧膜胎座，由心皮边缘子房室内生出一隔膜称假隔膜，将子房分成 2 室。成熟时果实沿 2 条腹缝裂开，2 片心皮脱落，种子附在假隔膜上。十字花科的植物具有角果，角果的长与宽之比相近的为短角果，如荠菜；长宽之比较大的称长角果，如白菜、萝卜(图 7-107)。

(2)闭果　闭果果实成熟后不开裂，由一心皮或多心皮雌蕊形成，通常含 1 枚种子。闭果有以下几种类型(图 7-108)。

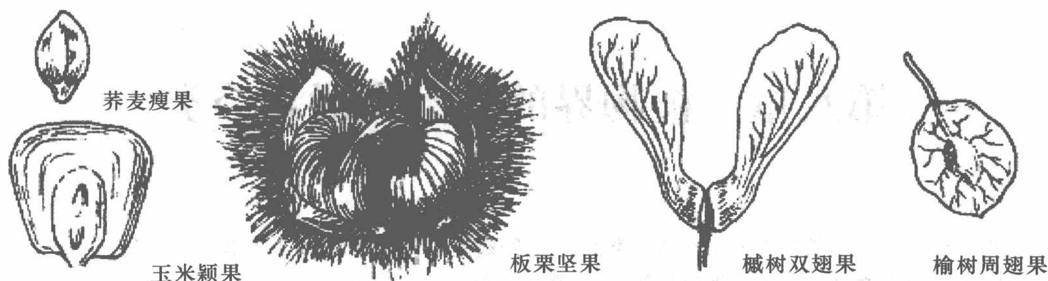


图 7-108 几种闭果

①瘦果 瘦果由1或数心皮形成的小型闭果,种子1枚,果皮坚硬。果皮与种皮易于分离。如白头翁1心皮,向日葵2心皮,荞麦3心皮。

②翅果 翅果与瘦果本质相同。其果皮延展成翅状,有利于随风传播,如槭、枫杨、白蜡树。

③坚果 坚果果皮木质坚硬,种子1枚。如栎属、栗属、榛属等;栗等壳斗科植物的坚果包在由花序发育形成的总苞中。

④颖果 颖果是种子成熟时果皮与种皮愈合的果实,如玉米、小麦、水稻等禾本科植物的果实。

三、果实和种子对传播的适应

(一)以果实自身的机械力量散布种子

一些干果成熟时借开裂时所产生的机械力量使种子散布。如大豆、油菜、凤仙花、喷瓜等。这类植物的种子散布的范围往往仅限于植株附近。

(二)适应人及动物的传播

松鼠、星鸦等动物有贮藏食物的习性,将一些坚果或种子埋于地下,这些种子一部分被它们食用,还有一部分种子被它们遗忘,留存土中,萌发生长。一些植物的果实与种子外表生有刺毛、倒钩刺或有黏液,能附在人的衣服上或动物的皮毛上,借此传向远方,如鬼针草、苍耳等具刺毛的植物和丹参等能分泌黏液的植物。一些植物的肉果是鸟等动物的食物,被动物吞食后,种子未被消化,随动物的粪便排出而传播。这些方式的传播距离往往较远。

(三)适应风力的传播

这类植物的种子或果实往往小而轻,常生有毛、翅或其他有利于风力传送的构造。这些毛或翅等结构可为果皮、种皮、花柱、花萼等结构特化形成。如槭等果皮形成的翅,垂柳等的胎座毛,白头翁果实上宿存的羽毛状花柱,蒲公英果实上的降落伞状的冠毛。这类传播方式能使种子或果实长距离地传播。

(四)适应水力的传播

有些水生或沼生植物的果实与种子可借水力传送。莲蓬是莲的花托,质轻,能漂浮,随水流传送其中的果实。热带海岸边多椰林分布,这与椰子的果实传播行为有关,椰子的核果中果皮纤维质,疏松质轻,能在水上漂浮;其内果皮坚硬,可抵御海水的浸蚀;果内的椰汁为液体的胚乳,能使椰子在咸水环境下也能萌发。

第八章　植物界的基本类群和分类

按照二界生物系统，植物界的藻类植物类群包括原核藻类（即蓝藻门）和真核藻类，后者包括10个门的真核藻类植物，此外植物界还包括地衣植物（门）、苔藓植物（门）、蕨类植物（门）、种子植物（门）（包括裸子植物亚门和被子植物亚门）。对上述植物界的分类又可根据一定的特征将它们划分成不同大小和不同含义的类群：

1. 根据植物是否产生种子，可将上述各类植物分为不产生种子的孢子植物和种子植物。前者也称隐花植物，包括真核藻类、地衣、苔藓和蕨类；后者又称显花植物，包括裸子植物和被子植物。

2. 根据植物是否有根、茎、叶的分化，可将植物分成原植体植物和茎叶体植物。前者包括各门真核藻类和地衣，后者包括苔藓、蕨类和种子植物。

3. 根据合子是否发育为胚，可将植物分为无胚植物和有胚植物。前者包括各门真核藻类和地衣，后者包括其余各门类。

4. 原植体植物，或无胚植物又称为低等植物；茎叶体植物，或有胚植物又可称为高等植物。

5. 根据植物体内有无维管组织的分化，可将植物界划分为非维管植物和维管植物。前者包括真核藻类、地衣和苔藓，后者包括蕨类和种子植物。生殖器官为颈卵器的苔藓、蕨类和裸子植物统称为颈卵器植物。

总之，植物界类群的划分不都是分类学上的意义，主要是依据某个特征进行大归类。但对于了解植物界的概况和理解植物界的一些基本概念是很有益的。现归纳如下（图8-1）：

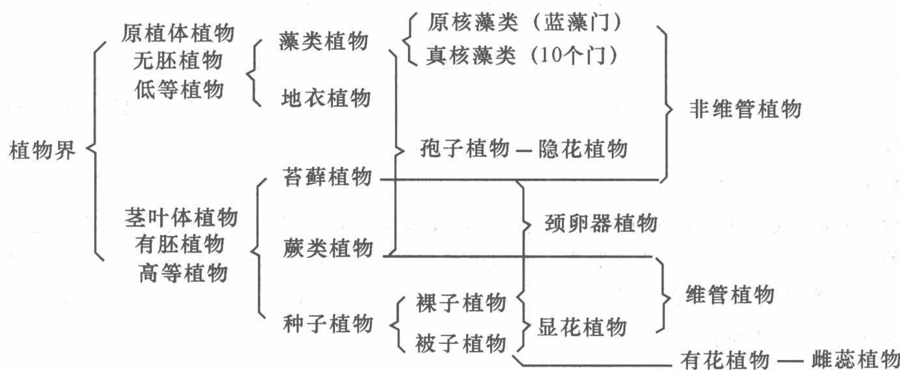


图8-1　植物界的基本类群和分类

第一节　藻类植物

一、藻类植物概述

（一）主要特征

原核藻类将在第十四章第二节“原核微生物”中介绍。这里介绍的藻类植物是指一群没有根、茎、叶分化，能够进行光合作用的低等自养真核植物。藻类植物并不是一个自然类群，但有如下共同特征：

1. 藻体的形态结构　藻类植物大多微小，最小的为几个微米；也有少数种类个体较大，如海带长达几米，巨藻长可达百米以上。藻体形态多样，有单细胞、各式群体、丝状体、叶状体、管状体，褐藻中有些种类外

形上有“叶片”、柄和固着器的分化，如海带。绝大多数藻类结构简单，没有明显的组织分化，仅少数种类有表皮层、皮层和髓的分化，如褐藻中的海带等(图 8-13)。但所有的藻类均无真正的根、茎、叶的分化，体内亦无维管组织的分化。

2.细胞结构

(1)细胞壁 除隐藻、裸藻和绝大多数金藻无胞壁外，绝大多数藻类均具细胞壁。但不同的藻类，其细胞壁的化学成分和结构则各有不同，见表 8-2。

(2)细胞核和细胞器 甲藻类在分裂间期染色体不解聚消失，核膜在分裂期也不消失，表现为介于原核和真核之间的状态，常称之为中核或间核。藻类植物均具质体、线粒体、内质网、高尔基体、液泡等细胞器。

(3)光合器和光合色素

①光合器的结构和类型 藻类植物均具光合器，通常统称为载色体，包括叶绿体和色素体。藻类植物的光合器形态多种，如杯状、盘状、带状、星状、块状、网状等。绿藻和轮藻的光合器中类囊体 2～6 条垛叠形成许多简单的基粒。除红藻光合器中的类囊体呈单条不形成束外，其他各门藻类的类囊体为每 2 条或 3 条形成一束，但尚未形成基粒。除红藻、绿藻和轮藻门外，各门藻类的光合器在双层膜外还有 1 层或 2 层叶绿体内质网膜。

②光合色素 藻类植物的光合色素有三大类：叶绿素类，包括叶绿素 a、b、c、d 4 种；类胡萝卜素类，包括 5 种胡萝卜素和多种叶黄素；在红藻、隐藻和甲藻中还含有藻胆素类，藻胆素类与有关蛋白质组成藻胆蛋白。各门藻类均含叶绿素 a 和 β-胡萝卜素，其他光合色素在各门中是不一样的，是藻类分门的最主要的依据之一(表 8-1)。而且通常将含有叶绿素 a、b，呈绿色的光合器称为叶绿体。把不含叶绿素 b，而含叶绿素 c 或 d，呈褐色、黄褐色或紫红色的光合器称为色素体。

很明显，真核藻类和原核藻类的细胞结构有很大不同，而和高等植物的细胞结构基本相同。那么，真核细胞是如何进化来的呢？目前，提出了多个学说，但仍不能作出肯定的回答。

3.生殖结构 藻类植物的生殖结构很简单，绝大多数的无性或有性生殖结构均为单细胞，也称为单室。少数种类具多细胞的孢子囊或配子囊，称多室孢子囊或多室配子囊，但不具有不育细胞构成的壁层或其他结构，每个细胞均可产生生殖细胞，这是藻类植物和高等植物的主要区别之一。唯一例外的是轮藻门的性器官，不仅为多细胞，还有多个不育细胞构成的壁和其他结构。

4.鞭毛和眼点

(1)鞭毛 鞭毛是藻类植物的运动器。除红藻门外，各门藻类植物的营养体或生殖细胞大多具鞭毛。鞭毛的结构均为 9(2)＋2 型模式(图 8-2)。根据鞭毛表面有无附属物，通常将其分为尾鞭型和茸鞭型两种主要类型。前者鞭毛表面光滑，后者表面有许多横生的纤细茸毛。不同门类的真核藻类，其鞭毛的类型、数目及在细胞上的着生位置均不相同，也是分门的主要依据之一(图 8-3)。

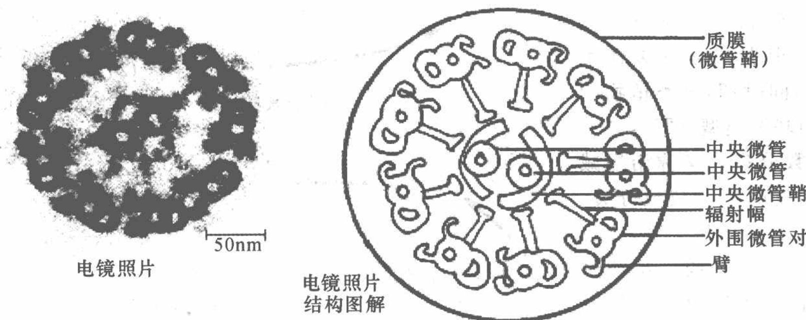


图 8-2 真核藻鞭毛 9(2)＋2 型结构模式横切面(衣藻属)

(2)眼点 眼点是藻类植物游动细胞(或个体)的光感受器。多为圆形或椭圆形，在质体内或在质体外的细胞质中，是由含有橘红色胡萝卜素的许多类嗜锇脂滴组成的。

5.繁殖 藻类植物的繁殖方式有两种类型(有的书划分为营养繁殖、无性生殖和有性生殖三种类型)。

(1)无性生殖 包括营养繁殖和孢子生殖两类。真核藻类的无性孢子类型很多，如游动孢子、不动孢子、似亲孢子、四分孢子、单孢子、果孢子等。

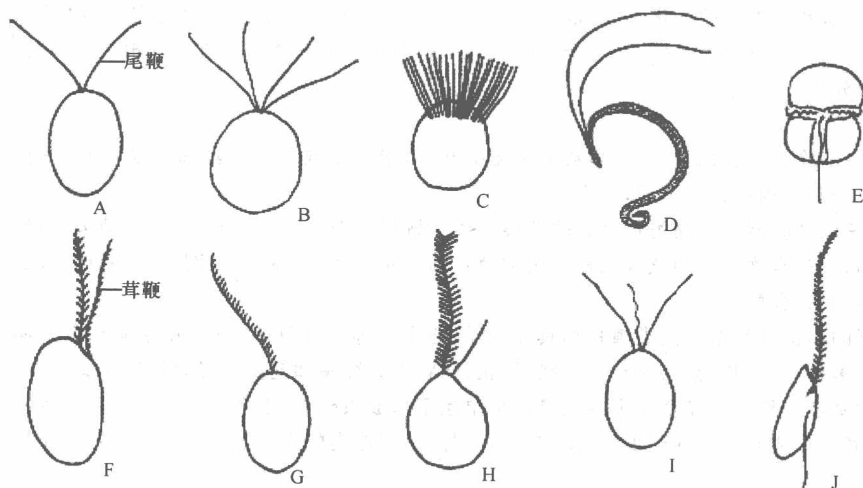


图 8-3　真核藻类鞭毛数目、鞭毛着生位置和类型举例

(2)有性生殖　藻类植物普遍进行有性生殖。有性生殖可分为配子生殖和接合生殖。根据配子生殖时相融合的两个配子的形态特征通常分为同配生殖、异配生殖和卵式生殖三种类型(详见第九章第二节的“植物的繁殖”)。藻类植物的合子或受精卵通常脱离母体,然后进行有丝分裂直接产生新藻体;或进行减数分裂,产生减数孢子再发育成新一代藻体。藻类植物没有胚的阶段,因此属于无胚植物。水绵可进行接合生殖,见图 8-9。

6. 真核藻类的生活史　生活史,亦称生活周期,指藻类一生中所经历的生长、发育、生殖和产生出新一代个体的全过程。根据减数分裂在生活史中发生的不同时期,藻类植物的生活史分为三种基本类型(图8-4)。

(1)合子减数分裂　又称始端减数分裂。合子萌发时进行减数分裂。这种类型的生活史具核相交替,仅有1种单倍体的藻体;合子或受精卵是生活史中唯一的二倍体时期。如衣藻属、团藻属、水绵属等许多种类。

(2)配子减数分裂　又称终端减数分裂。形成配子时进行减数分裂。这种类型的生活史也只有核相交替,仅有1种二倍体的藻体;配子是生活史中唯一的单倍体时期。如松藻属、硅藻门、鹿角菜属和马尾藻属等。

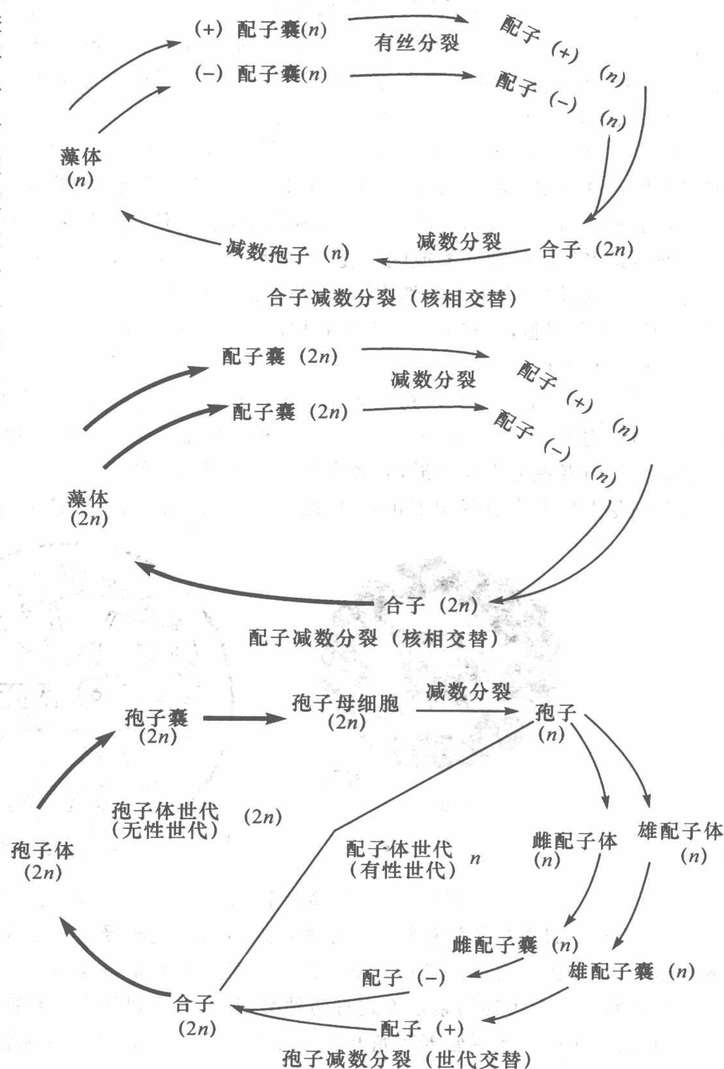


图 8-4　真核藻类的生活史类型

(3)孢子减数分裂　又称中间或居间减数分裂,在形成孢子时进行减数分裂。这种类型的生活史有孢子体和配子体两种植物体,或有的还有果孢子体共3种植物体。孢子体世代和配子体世代有规律地交替,即世代交替。其中有的藻类孢子体和配子体外形相似,称同形世代交替,如石莼属等。有的配子体和孢子体在形态上不同,则称为异形世代交替。如果孢子体发达,又称为孢子体发达的异形世代交替,如海带等;如果配子体发达,则称配子体发达的异形世代交替,如紫菜属等。

7.生境与分布　绝大多数真核藻类均生活于水中,包括淡水、海水、咸淡水等各种水体中,分布十分广泛。也有的生活于潮湿的土表、岩面、树皮、墙壁等处。生于水中的又有浮游、附着、固着和底栖等各种类型。还有的种类可生于高山积雪上,也有与真菌等生物共生的。

(二)藻类植物的主要门类及其分门的依据

藻类植物通常分为10门,即隐藻门、甲藻门、金藻门、黄藻门、硅藻门、褐藻门、红藻门、裸藻门、绿藻门和轮藻门。

藻类植物的分门依据主要是藻体的形态结构,细胞壁的成分和结构,光合器的结构和光合色素的种类,贮藏的光合产物,鞭毛的类型、数目和着生位置,以及生殖方式和生活史等。各重要门的藻类植物的主要特征比较见表8-1、8-2。

藻类植物中以绿藻门、硅藻门的种类最多,分布最广。褐藻门和红藻门大多为海产种类,经济价值大。绿藻门、褐藻门和红藻门在藻类的系统发育和进化中具有重要地位。本教材将对上述4门真核藻类作重点介绍。其他各门藻类的重要意义和特点,也将在适当的地方予以说明。

表8-1　藻类植物的光合器结构和光合色素比较("+"表示有)

门	光合器(叶绿体或色素体)	叶绿素类				胡萝卜素类				叶黄素类	藻胆素
		a	b	c	d	α	β	γ	ε		
隐藻门	具2层叶绿体内质网;每2条类囊体形成一束	+		+		+	+		+	硅甲黄素 甲藻黄素	+
甲藻门	具1层叶绿体内质网膜;每3类条囊体形成一束	+		+			+			硅甲黄素、多甲藻素、甲藻黄素等	+(某些甲藻)
金藻门	具2层叶绿体内质网膜;每3条类囊体形成一束	+		+			+			墨角藻黄素、硅藻黄素、硅甲藻素等	
硅藻门	同上	+		+		+	+		+	同上	
黄藻门	同上	+		+			+			硅甲藻素等	
褐藻门	同上	+		+		+	+			墨角藻黄素、叶黄素等	
裸藻门	具1层叶绿体内质网膜;每3条类囊体形成一束	+	+				+			虾青素、叶黄素等	
绿藻门	无叶绿体内质网膜,2~6条类囊体形成一束	+	+			+	+			虾青素、叶黄素、菜黄素等	
轮藻门	同上	+	+				+	+			
红藻门	无叶绿体内质网膜,类囊体单条,不形成束	+			+	+	+			蒲公英黄素、叶黄素等	+

注:轮藻门还有番茄红素

表 8-2 各门藻类植物主要特征比较

门	藻体形态结构	细胞壁及其成分	鞭毛	贮藏的光合产物	生殖结构	分布和其他
隐藻门	单细胞，纵扁	无胞壁	2条，略等长或不等长，自腹侧前端口沟伸出	淀粉，油滴	单细胞(单室)	多淡水产，个别种类海产
甲藻门	绝大多数单细胞	由纤维素质的板片构成；大多具1条纵沟和1条横沟	多为2条，横沟中1条，茸鞭型，纵沟中1条，尾鞭型	淀粉，油滴	同上	淡、海水中均常见，海产种类多。主要赤潮生物细胞核为间核(中核)
金藻门	单细胞、群体或丝状体	多无壁，有的在果胶质上具硅质小鳞片、小刺或囊壳	1条，2条，3条，顶生，不等长或等长	金藻昆布糖，油滴	同上	多淡水产，海水中也常见
硅藻门	单细胞或各式群体	无纤维素，由硅质的上壳和下壳套合而成，壳面具各式花纹	有些种类的精子或小孢子具鞭毛，1条或2条	油滴，金藻昆布糖	同上	淡、海水中均有，分布广
黄藻门	单细胞，群体，丝状体或多核管状体	单细胞和丝状体类型的胞壁由2个"H"形节片套合而成。果胶为主，少纤维素和SiO_2	2条，顶生，不等长，1条长的向前，茸鞭型，1条短的向后，尾鞭型	金藻昆布糖	同上	淡水产
褐藻门	均为多细胞，丝状、叶状、管状等。有的有一定的组织分化	纤维素和藻胶	许多种类的生殖细胞具2条侧生不等长的鞭毛	褐藻淀粉、甘露醇	单细胞(单室)，多细胞(多室)	绝大多数海产
裸藻门	绝大多数单细胞	无壁，有的具囊壳	多为1条或2条鞭毛，自前端胞口伸出	副淀粉(裸藻淀粉)	仅以细胞分裂进行繁殖	绝大多数淡水产，极少海产
绿藻门	单细胞，群体，叶状体，丝状体等	纤维素	多为2、4条，顶生，等长，尾鞭型	淀粉	单细胞(单室)	多淡水产，一部分海产
轮藻门	藻体较大，有明显的节和节间	同上	精子具2条等长鞭毛，尾鞭型	淀粉	多细胞，具不育细胞，有藏精器和藏卵器	淡水产
红藻门	极少单细胞，绝大多数为多细胞，丝状、叶状、枝状等	纤维素和藻胶	无	红藻淀粉	单细胞(单室)	多为海产

二、裸藻门

裸藻门除胶柄藻属外，都是没有细胞壁、有鞭毛、能自由游动的单细胞植物。裸藻细胞的最外层是2层原生质膜，内侧是由蛋白质构成的周质体，不具纤维素。

裸藻细胞结构复杂，如图 8-5，除了具有一般真核细胞的结构以外，还有眼点、鞭毛器胞口、胞咽和储蓄泡、伸缩泡等结构。眼点一般由 20～50 个橙色油滴组成，主要含有 β-胡萝卜素或其衍生物，无被膜，有感光的作用。载色体形状多样，如盘状、星形、带状等。营养方式有：光合自养、异养。

裸藻的细胞核较大，间期有丝状染色体。进行有丝分裂时，核膜不消失，有纺锤丝在染色体之间穿过至两极，但不与着丝点相连。裸藻细胞以细胞纵裂的方式繁殖(图 8-6A－D)。

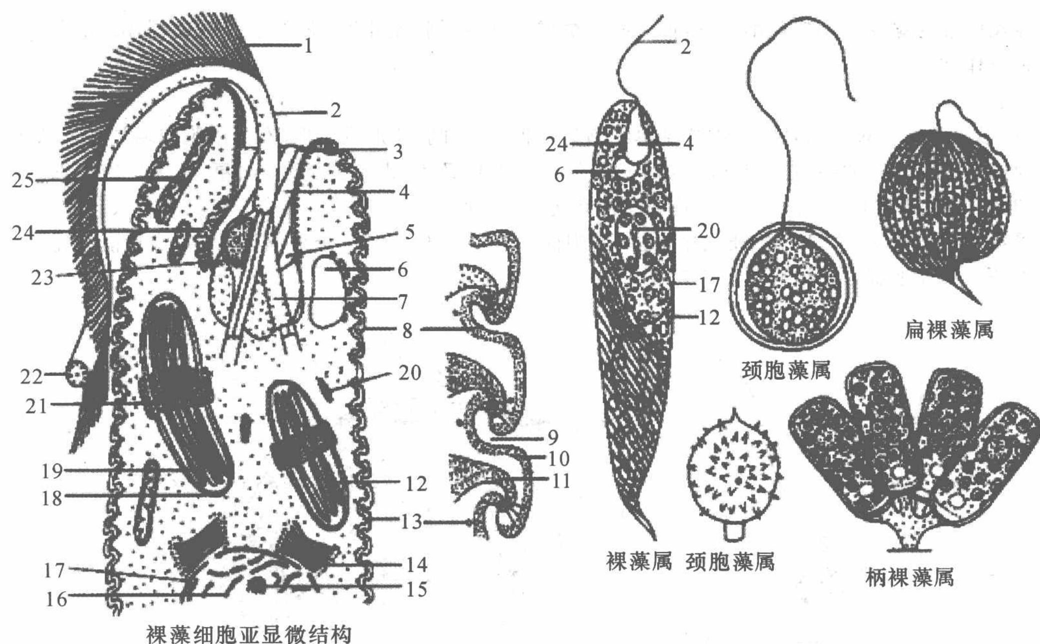
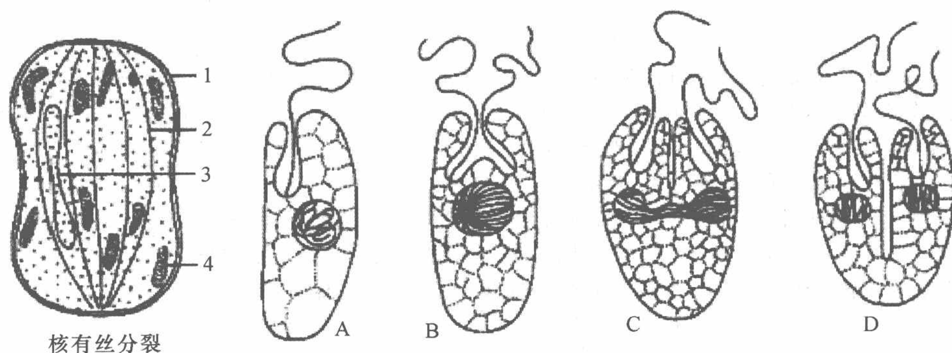


图 8-5　裸藻细胞亚显微结构模式图、裸藻门代表属

1. 鞭茸　2. 长鞭毛　3. 胞口　4. 胞咽　5. 储蓄泡　6. 伸缩泡　7. 短鞭毛　8. 原生质膜　9. 沟槽　10. 周质体　11. 黏液体　12. 载色体　13. 微管　14. 高尔基体　15. 核仁　16. 染色体　17. 细胞核　18. 载色体膜　19. 类囊体带　20. 裸藻淀粉　21. 蛋白核　22. 鞭毛横断面　23. 副鞭体　24. 眼点　25. 线粒体



A－D. 细胞纵裂繁殖过程

图 8-6　裸藻细胞分裂方式

1. 核膜　2. 纺锤丝　3. 核仁　4. 染色体

三、绿藻门

(一)主要特征

绿藻门 8600 余种，分布广。在形态上有单细胞、群体、丝状体、叶状体、管状体等。细胞壁由纤维素构

成。含叶绿素 a、b。多数种类的叶绿体中有一至多个蛋白核,又称淀粉核。贮藏物质主要为淀粉。一些种类的营养体和多数种类的孢子或配子多具 2 条或 4 条顶生等长的鞭毛,少数为 1 条、8 条或多条,尾鞭型。

绿藻门 90%左右的种类分布于淡水或潮湿土表、岩面或花盆壁等处,约 10%的种类生于海水中,少数种类可生于高山积雪上。还有少部分种类与真菌共生形成地衣共生体。

(二)代表种类

绿藻门分为绿藻纲和轮藻纲两纲,但有些人赞成将"轮藻纲"提升为"轮藻门"。现将绿藻纲的几个主要代表种类作如下介绍。

1. 衣藻属

(1)形态结构　衣藻属是绿藻纲常见单细胞运动种类。细胞卵形或球形,有的细胞前端具乳头状突起。细胞顶端有 2 条等长的鞭毛。细胞内多为 1 个大的杯状叶绿体(也有的为片状、星状、"H"形或网状等形状)。叶绿体基部有 1 个大的蛋白核,其表面常有淀粉鞘。叶绿体内近前方有 1 个橘红色的眼点,为衣藻的光感受器。1 个细胞核位于细胞质的中央位,细胞前端近鞭毛基部有 2 个伸缩泡,其主要功能为排出体内过多水分。衣藻细胞形态结构见图 8-7。

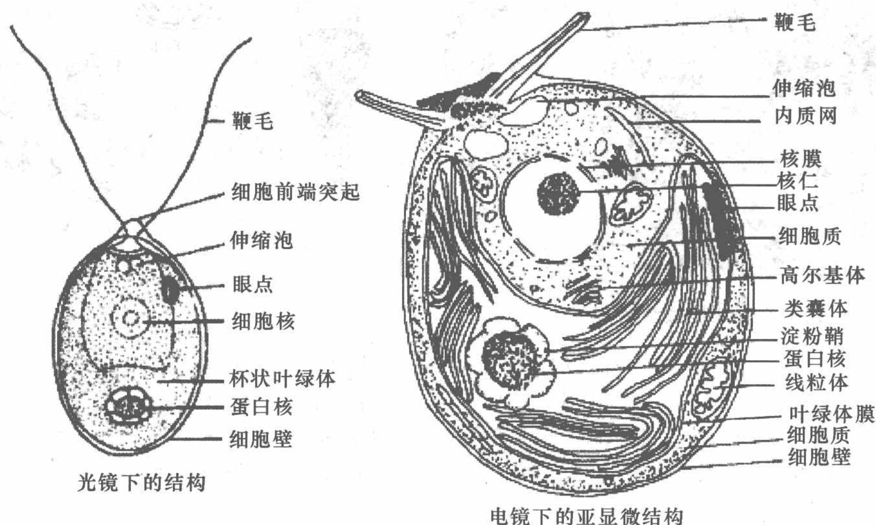


图 8-7　衣藻细胞的形态和结构

(2)生殖方式　衣藻以无性和有性两种生殖方式进行繁殖。无性生殖时,鞭毛脱落或收缩,胞壁内的原生质体进行纵分裂和横分裂,形成 4、8 或 16 个子原生质体,每个子原生质体产生细胞壁,并产生 2 条鞭毛。这些子细胞即为游动孢子。待母细胞壁破裂后,游动孢子释放出来,各自发育成 1 个新个体。有性生殖时,首先细胞失去鞭毛,原生质体进行分裂,产生具 2 条鞭毛的(+)、(-)配子(16、32 或 64 个),从母细胞释放出来后,(+)、(-)配子即进行融合(大多为同配生殖,有些为异配生殖,个别为卵配),形成二倍体的合子。分泌产生壁,休眠后,经减数分裂,产生 4 个具 2 条鞭毛的减数孢子。合子壁破裂后,每个减数孢子释放至水中,各形成 1 个新个体。其生活史类型为合子减数分裂,具核相交替(图 8-8)。

衣藻属约 100 多种,多生于有机质丰富的淡水中,常可在小水坑中发现较纯的衣藻群。

2. 盘藻属　衣藻是单细胞植物体,盘藻是由 4 个或 16 个细胞组成的群体。每个细胞呈卵形,结构与衣藻相似。它们的生殖方式与衣藻相似,多为同配生殖。

3. 实球藻属　实球藻的体形为圆球形或椭球形,它是由 4、8、16 或 32 个与衣藻相似的双鞭毛细胞彼此靠近而形成的实心球体,表面还以胶质包围。它们的生殖方式与衣藻相似,但有性生殖产生的配子在大小上有分化,进行异配生殖。

4. 空球藻属　空球藻由 8、16、32 或 64 个与衣藻相似的细胞所组成,外有胶质包被,细胞排列在球体的表面,中央为液体所充满。它们的生殖方式与衣藻相似,但有性生殖产生的配子只在大小上分化程度更大,大配子比小配子大很多,进行异配生殖。

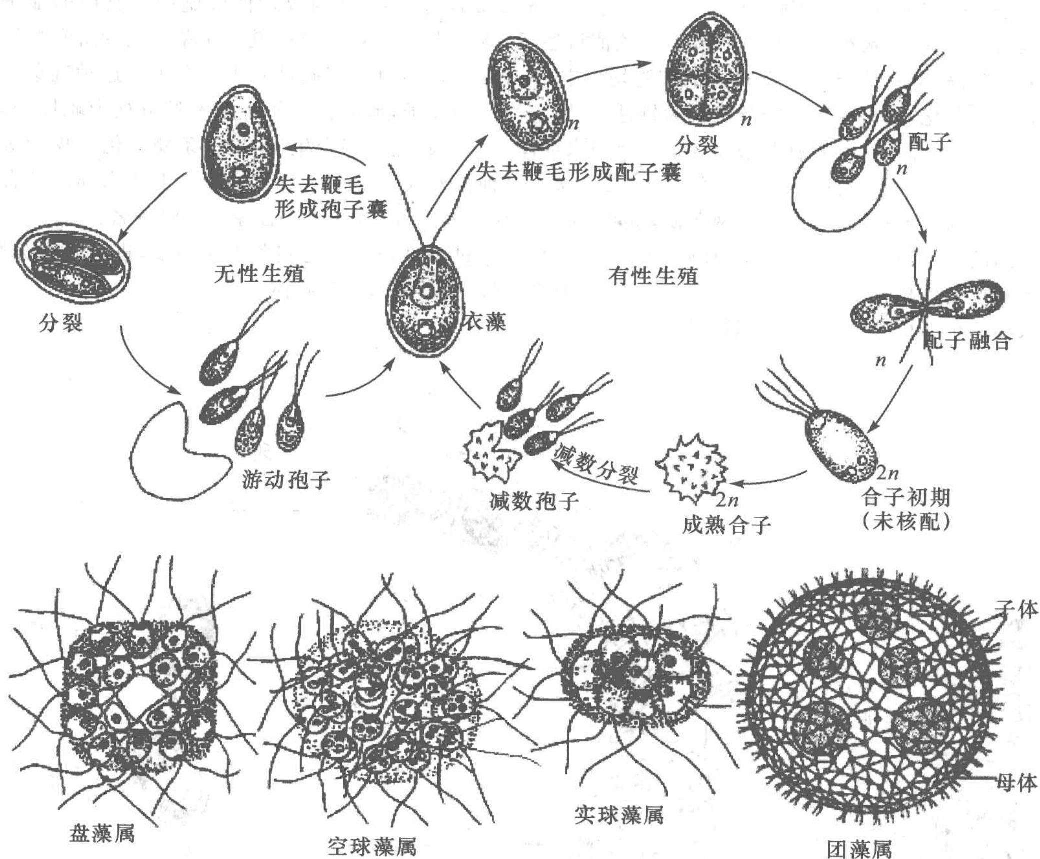


图 8-8　衣藻生殖和生活史(上图)及常见具鞭毛能游动的绿藻(下图)

5.团藻属　团藻是由几百个甚至上万个与衣藻相似的细胞所组成,细胞排列方式与空球藻相同,只是体形大很多,直径可达 0.5mm,肉眼可见。团藻的这些细胞有分化:不分裂的是营养细胞,能分裂的是原始的生殖细胞。在有性生殖时,原始生殖细胞发育成卵细胞和精子,进行卵式生殖。形成的受精卵具有厚壁,抗逆性很强。精子与卵不仅大小上分化很大,在形状上更为悬殊:卵很大而无鞭毛,精子很小而有鞭毛。

上述五个属都属于绿藻纲中常见的类群,它们只有在合子时才是二倍体,合子萌发时进行减数分裂,因而在其他时期的细胞都是单倍的。它们在形态结构和生殖方式上反映了植物进化的几个规律:在结构上,由单细胞→多细胞的群体→多细胞的个体,多细胞群体中的细胞兼有营养和生殖的双重功能,没有分化;而多细胞个体中的细胞就有分化和分工。在有性生殖上,从同配生殖→异配生殖→卵式生殖,异配生殖和卵式生殖时配子有分化和分工。

6.小球藻属　小球藻为单细胞浮游种类,细胞微小,细胞内有一个杯形或曲带形的载色体,细胞老熟时载色体分裂成数块。无蛋白核。无性生殖时原生质分裂形成 2、4、8、16 个似亲孢子,母细胞壁破裂时,孢子放出成为新的植物体。

7.水绵属

(1)形态结构　水绵属植物是绿藻门中常见的丝状绿藻。细胞圆筒状,彼此相连成无分支的丝状体。每个细胞内有 1 个中央位的细胞核;具一个大液泡;叶绿体带状,呈螺旋状弯绕,一至多条,其上有多个蛋白核(图 8-9 左)。

(2)生殖方式

①接合生殖　接合生殖属有性生殖。最常见的是进行梯形接合。多发生于春季或秋季。生殖时,平行靠近的藻丝,其相对细胞的一侧胞壁各发生 1 个突起;突起继续伸长,两相对突起顶端接触时,其端壁融解,形成一个连通的接合管;相对的 2 个细胞即各为 1 个配子囊,其内的原生质体浓缩,各形成 1 个配子;然后

其中1个藻丝细胞中产生的配子以变形虫式的运动通过接合管,移至相对藻丝的细胞中与其内的配子融合,形成合子($2n$)。水绵的接合生殖有个现象值得注意,即相接合的两条藻丝,其中1条藻丝的所有配子均流入另一条藻丝中,接合后,1条藻丝的细胞均变空,另1条藻丝中每个细胞都有1个合子。这种现象说明水绵有性的分化,流出配子的藻丝可视为雄性,其配子为(+)配子,形成合子的1条藻丝可视为雌性,其内产生(一)配子。同样,如果有3条或3条以上的水绵藻丝在一起进行接合生殖,其每条藻丝仍表现为雄性或雌性,所产生的配子要么流入另外的藻丝,要么接受其他藻丝流入的配子形成合子。上述水绵的接合生殖之所以称为梯形接合,是因为在两条藻丝间产生许多横向的接合管,外观上看像梯子而得名。

水绵的合子形成后,产生厚壁,休眠,藻丝腐烂,可以度过不良环境。适宜条件时萌发,进行减数分裂,形成4个单倍体核,其中3个退化,仅1个核继续发育,并产生新的水绵丝状体。

水绵的生活史为合子减数分裂,具核相交替(图8-9右)。

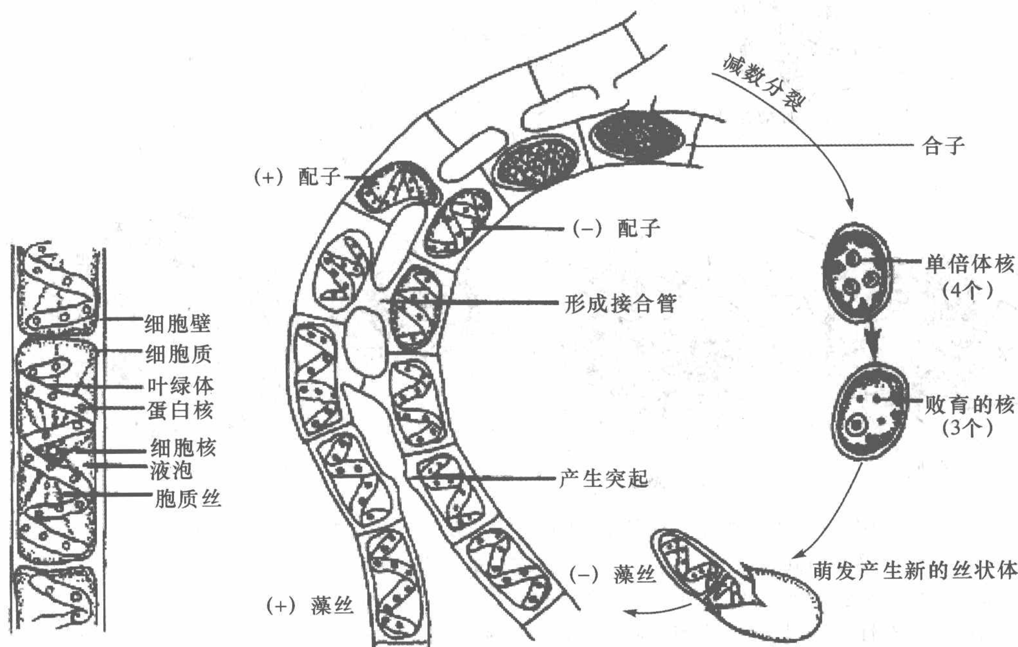


图8-9 水绵属的细胞结构(左)和生活史(右)

②断裂生殖 断裂生殖属于无性生殖。一条藻丝断成几段,只要一段中含有一个完整的细胞,就可以通过细胞分裂产生多细胞的新个体。这种生殖方式在条件适宜时可以迅速繁殖。

水绵属约有450种,中国187种。生于各种淡水池塘,河边或水沟中。沉入水底,或漂浮水面。用手触摸,颇感光滑。接合生殖时颜色由鲜绿色变为黄绿色,并漂于水面。

四、硅藻门

(一)主要特征

硅藻是淡水和海水中浮游植物的主要构成者之一。单细胞,或彼此相连成各式群体。硅藻的最突出特点是其细胞结构和繁殖方式。

1.细胞结构 硅藻的细胞壁含果胶质和硅质而不含纤维素,由2个套合的硅质半片组成。套在外面稍大的半片称为上壳,套在里面稍小的半片称为下壳(图8-10)。上、下壳相套合的部分称连接带。硅藻细胞的壳面形状与带面的形状不同,带面绝大多数种类为长方形。壳面的形状多种多样,如圆形、纺锤形、线形、"S"形等。硅藻细胞壁另一明显特征是在壳面具有辐射状或两侧对称排列的各种花纹。许多种类的壳面还有1条窄细的壳缝。横切面观,壳缝呈"<"形(图8-11)。凡有壳缝的种类都可以在水中运动。有些具壳缝的种类在细胞壳面的两端有胞壁增厚形成的折光性强的极节,在细胞中央有1个中央节。如羽纹硅藻属等。

硅藻含叶绿素a和c,还含有较多的墨角藻黄素、硅藻黄素等褐色素。色素体呈黄褐色,颗粒状、板状或

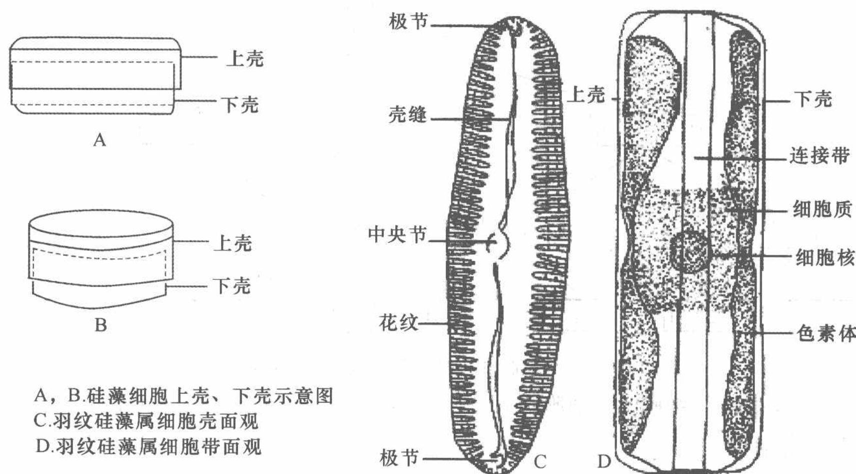


图 8-10　硅藻细胞结构示意图

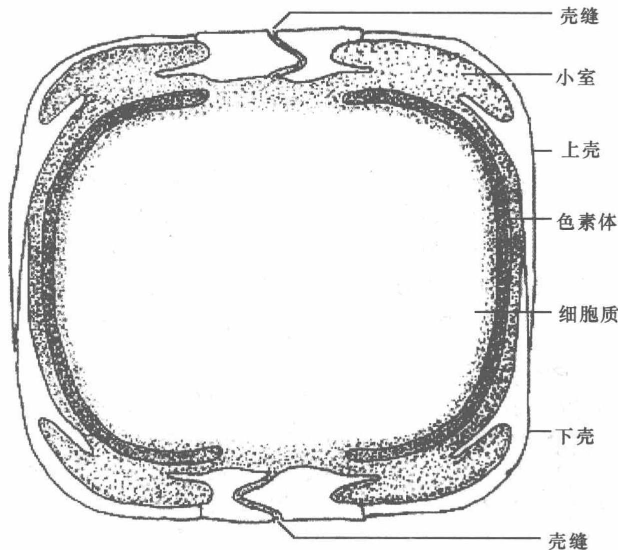


图 8-11　大羽纹藻细胞纵切面(未通过核处)

块状。每个细胞中含 1 个细胞核。营养细胞不具鞭毛,但有些种类的精子具 1 条或 2 条鞭毛。鞭毛的结构为 9+0 型,无中央轴丝。贮藏的光合产物为油滴和金藻昆布糖。

2. 繁殖方式　硅藻的繁殖方式主要是细胞分裂。其分裂方式很特殊,母细胞的上壳和下壳均成为新产生的 2 个子细胞的上壳,而子细胞的下壳则由各自分泌形成。这样,2 个子细胞中有 1 个与母细胞同大,另 1 个以母细胞的下壳为上壳的子细胞则稍小于母细胞。如此不断分裂下去,仅有一小部分细胞与母细胞的体积同大,而多数子细胞则程度不同地逐渐缩小(图 8-12)。这种缩小分裂的趋势是不利于其种系的延续和发展的。当细胞分裂缩小到一定程度时,即可通过有性生殖产生复大孢子,将细胞的体积恢复到该种细胞的正常大小。

硅藻有性生殖和复大孢子形成的过程各种各样。但复大孢子的形成过程都与有性过程相关联。淡水中普遍存在的扁圆卵形藻复大孢子的形成过程为:两个较小的硅藻细胞靠拢,包在共同的胶质中;每个细胞的核($2n$)进行减数分裂形成 4 个子核(n),其中的 1 个发育,其余 3 个退化;每个具 1 个子核(n)的细胞发育成 1 个配子,2 个配子融合形成合子($2n$);合子增大形成复大孢子;复大孢子周围形成新的硅藻细胞壁,结果产生出 1 个与该种硅藻最大个体体积相当的新个体,使细胞恢复到原来的大小。

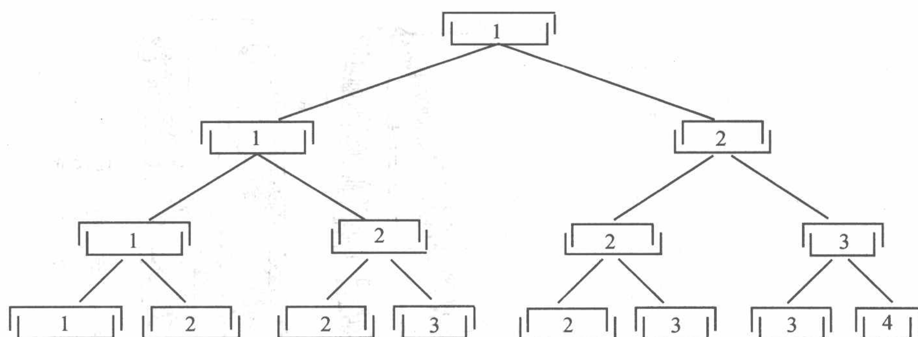


图 8-12　硅藻细胞分裂,示子细胞体积的变化

1. 表示子细胞与母细胞同大　2—4. 表示不同缩小程度的子代细胞

(二)常见代表种类

硅藻约 11000 种。分为中心硅藻纲和羽纹硅藻纲两个纲。两纲的最大区别是壳面花纹排列的方式。中心硅藻纲的花纹呈辐射状或同心圆式排列;羽纹硅藻纲的花纹排列在壳面两侧,通常呈两侧对称。前者的色素体多数,多为颗粒状,后者色素体多为板状或块状,数目少。前者无壳缝,后者多数种类具壳缝,少数无。

五、褐藻门

(一)形态特征

褐藻是一群多细胞真核藻类植物。在形态上有丝状体、叶状体、管状体、囊状体等。有的在外观上有类似"茎叶"的分化。藻体的大小上差异很大,最小的高约 1～2cm,大型的如海带长可达 4～5 m,而且藻体明显地分为"叶片"、柄部和固着器三部分。最大的如巨藻长可达数十米,最长的达 100 m 以上。进化水平高的褐藻体内已有明显的组织分化,如海带等的"叶片"和柄部已分化为表皮层、皮层和髓部(图 8-13)。特别是其髓部中的喇叭丝在形态和功能上有些类似筛管。褐藻的营养体均不具鞭毛。

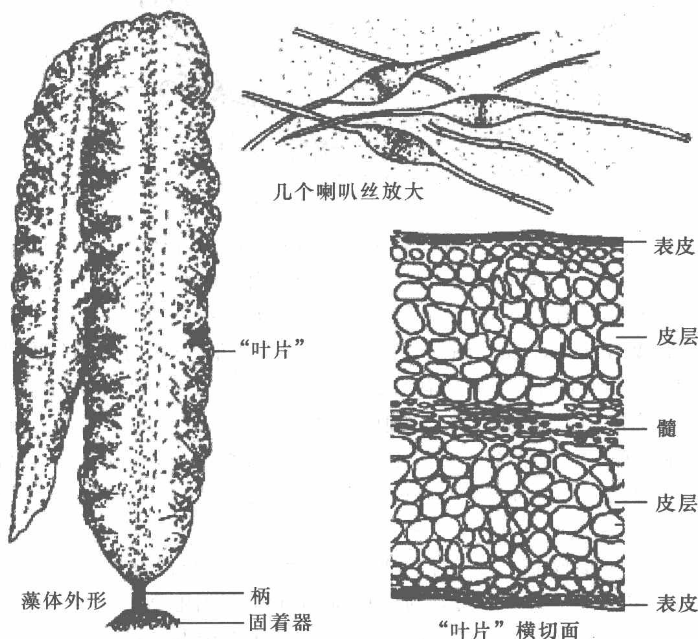


图 8-13　海带孢子体的形态结构

（二）细胞结构

褐藻的细胞具纤维素和藻胶组成的胞壁。色素体多为小盘状，也有的为带状等。含叶绿素 a、c，还含有较多量的墨角藻黄素，色素体多呈褐色。贮藏的光合产物主要为褐藻淀粉、甘露醇等。

（三）繁殖方式

褐藻的繁殖方式也分为无性生殖和有性生殖两种类型：

1. 无性生殖　无性生殖有营养繁殖和孢子生殖。孢子生殖时有的种类经减数分裂产生的是单倍体孢子，另一些种类经有丝分裂产生的是二倍体孢子。

2. 有性生殖　褐藻的有性生殖结构有单室配子囊和多室配子囊之分。配子都是单倍体。有些种类的生殖结构为精子囊和卵囊，均为单细胞结构。配子和精子也具 2 条侧生鞭毛。

3. 生活史　褐藻的生活史大多为孢子减数分裂，具世代交替（同形世代交替，或异形世代交替均有）。海带生活史为孢子体占优势的异形世代交替，孢子减数分裂（图 8-14）。还有 1 个目的褐藻为配子减数分裂，仅具核相交替，如鹿角菜、马尾藻属等。

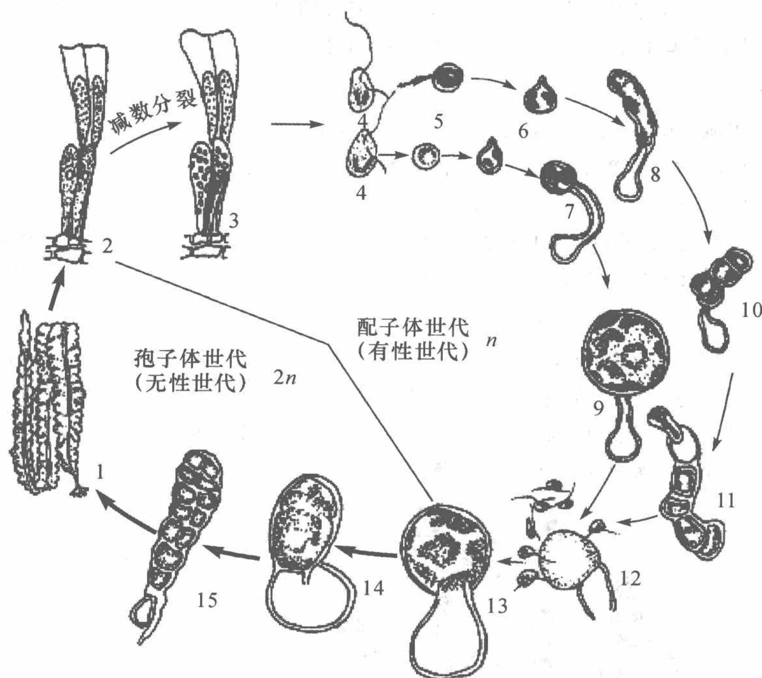


图 8-14　海带生活史

1. 孢子体　2. 带片横切面一部分示孢子母细胞　3. 减数分裂产生游动孢子　4. 游动孢子　5. 游动孢子变圆　6. 游动孢子萌发　7. 雌配子体幼期　8. 雄配子体幼期　9. 成熟雌配子体　10. 成熟雄配子体　11. 雄配子体释放精子　12. 附于卵囊孔上的卵和许多精子　13. 合子　14. 合子开始分裂　15. 幼孢子体

（四）分　布

褐藻几乎全为海产，极少数淡水产，中国仅发现 2 种淡水种类。多数褐藻为冷温性海藻，多分布在寒带和南、北极海中，一部分生于热带海中。我国沿海从北至南均有分布。多数种类固着在基质上生长，少数漂浮，有的附生其他藻体上。垂直分布多生于低潮带和潮下带，少部分种类生于中、高潮间带的石沼中。

（五）常见种类

褐藻约有 1500 种。通常分为 3 个纲，即等世代纲、不等世代纲和无孢子纲，也有的提出不分纲，直接分为 13 个目的分类系统。褐藻的经济价值大，经济海藻多。海带是著名食用海藻，还有药用价值，也是制取褐藻酸盐、碘和甘露醇等的重要原料。其他著名褐藻还有马尾藻属、裙带菜、巨藻和鹿角菜等。

六、红藻门

(一)主要特征

1. 形态和结构　红藻植物除少数种类为单细胞类型外，绝大多数均为多细胞体。在形态上有丝状、叶状、壳状、枝状等多种类型。多数红藻体较小，也有一些较大，如有些紫菜长可达一至数米。藻体内部有些种类具1条中央位的中轴(藻)丝(单轴型)，及其向各方生出侧生分支形成的“皮层”。有些种类的藻体中央由许多条中轴丝(多轴型)组成的髓部，及由其生出的“皮层”。红藻的藻体均不具鞭毛。

2. 细胞结构　红藻的细胞具纤维素和藻胶(主要为琼胶和卡拉胶、海萝胶等)组成的胞壁。色素体中的类囊体呈单条排列，含叶绿素a、d，以及水溶性的藻胆素。色素体多呈紫红色。

红藻的贮藏物质为红藻淀粉，通常以小颗粒形式存在于细胞质中。有些种类为红藻糖。

3. 繁殖方式　红藻的繁殖方式有无性生殖和有性生殖。红藻的无性生殖有营养生殖和孢子生殖。孢子生殖产生的孢子主要有单孢子、果孢子、四分孢子、壳孢子等。有性生殖为卵式生殖。

红藻门的生活史多为孢子减数分裂，具世代交替。但有的为配子体和孢子体两种植物体的世代交替，大多数为配子体、果孢子体和(四分)孢子体三种植物体的世代交替。

(二)分　布

大多数红藻生于海水中，淡水产的约50余种。海产种类大多在潮下带和深达数十米至百米以上的海底，这和红藻含有藻红素有关，藻红素可有效地利用透进深海中的蓝色光。但也有的种类生于高、中潮间带的石沼中或高潮带的岩石上。

由于红藻的藻体和生殖细胞均不具鞭毛，光合器中的类囊体呈单条排列，含有藻胆素等，人们通常认为红藻与原核的蓝藻在系统发育上可能有联系。

(三)常见种类

红藻约有4000余种。通常分为红毛菜纲和红藻纲两纲。分布广，种类多，而且经济种类多。

甘紫菜是重要的代表种类，属于红毛菜纲，雌雄同株。如图8-15，甘紫菜的生活史中具有两种植物体：一为叶状的配子体(n)，多为紫红色，多为一层细胞，每个细胞具1个星形色素体，并有1个蛋白核；一为丝状的孢子体($2n$)。为配子体发达的异形世代交替，孢子减数分裂。

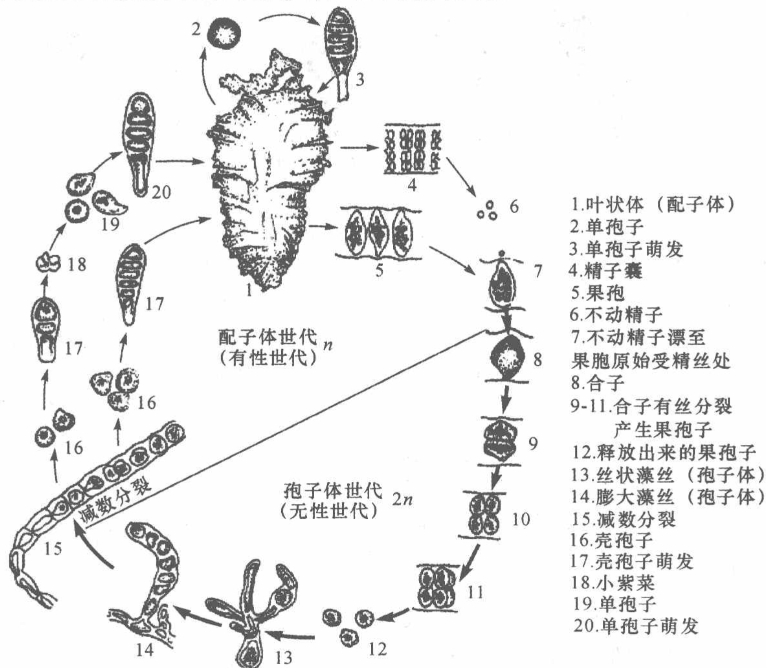


图8-15　甘紫菜生活史

其他常见或经济价值较大的红藻有石花菜、海萝、蜈蚣藻、角叉菜、鹧鸪菜、多管藻属、滑枝藻属等。

七、真核藻类在水生生态系统中的地位

（一）真核藻类是水生生态系统中的生产者

淡水和海水自然生态系统中有各种生物和非生物。在生物中有生产者、消费者和分解者。真核藻类是继原核类之后出现的种类更多、分布更广的水生光合自养生物，是水体中主要的生产者。它们是浮游动物和某些贝类、虾类和鱼类直接或间接的饵料。它们是水生生态系统中食物链金字塔的基础（图 8-16）。同时真核藻类光合过程中放出的 O_2，又为其他一切需氧生物呼吸所必需。另一方面，藻类在生长代谢过程中，还吸收水体中的 N、P 等各种元素，它们在维持水体中的物质循环方面亦具有极其重要的作用。由此看出，藻类（包括原核藻类）在淡水、海水生态系统中具有极其重要的地位和作用。甚至可以在一定意义上说，没有真核藻类和原核藻类，水生生态系统将不能维持，其他一切生物将不能生存。

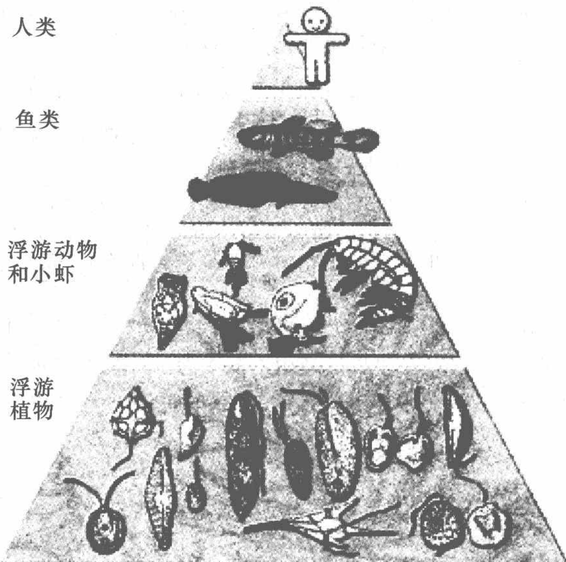


图 8-16　水生生物食物链金字塔示意图

（二）赤潮与水华

赤潮是海水受到污染，使海水富营养化，在一定条件下浮游生物大量增殖，引起海水发生颜色变化的现象。赤潮的颜色有红褐色、黄褐色等多种，这和赤潮生物的种类有关。形成赤潮的生物包括原核藻类、真核藻类，还有少数原生动物、桡足类和红色细菌等，但其中最主要的还是 200 余种的真核藻类（其中有毒种类就有 70 多种）。如中国沿海的赤潮生物约 40 种，而大多数为甲藻类和硅藻类。前者约 19 种，后者约 18 种。尤以甲藻门中的夜光藻、裸甲藻属、膝沟藻属、真叉状角藻、多甲藻属和硅藻门中的骨条藻、双突角刺藻等常见。赤潮的危害主要是造成水体严重缺氧，阻塞鱼鳃；一些甲藻类还产生水溶性剧毒毒素（如溶血性毒素、氨毒等），造成水质进一步恶化，引起水体中的动物大量死亡。如 1998 年 3 月在香港海区发生的赤潮，造成 30 多万千克鱼死亡的严重损失。近年全球和中国沿海赤潮发生的次数和水域面积越来越多，中国渤海湾在 1998 年 8 月中旬至 11 月底发生约 5000 多平方公里的大面积赤潮，造成沿海水产业直接经济损失 5 亿多元，仅在莱州湾造成的经济损失即达 1 亿多元。防治赤潮的发生，从根本上来说就是保护海洋环境不受污染，如不尽早采取有力措施，其后果将不堪设想。

水华，亦称水花，和赤潮的情况类似，产生“水华”现象首先表明淡水水质呈富营养化状态，“水华”一旦出现又加剧了水质污染。在富营养化的淡水水体中，某些藻类（主要是原核蓝藻，也有少数的真核藻类）大量增殖，大量消耗了水中的溶解氧，造成水中的鱼、虾等水生动物缺氧致死。同时还有一些蓝藻可产生肝毒素、神经毒素等多种毒素而对水生动物和人、畜带来危害；也有一些真核藻类可产生剧毒，如金藻门的小定鞭金藻等，严重时可使鱼池中大部或全部鱼类被毒死。据报道 1943 年在非洲某地因出现铜绿微囊藻“水华”，毒死了数千只牛、羊和其他动物。赤潮和水华的成因和危害总结见表 8-3。

（三）水质监测和水质净化

绝大多数藻类生活于水中。不同的藻类对水质的要求不一样。有些种类仅能生活在贫养和中养的清洁水体中，如金藻门的某些种类。也有一些种类喜生活于有机质丰富的富营养化水体中，如裸藻类、绿藻中的衣藻、小球藻等，硅藻中的颗粒直链藻等。如果水体受到某些重金属或化学物质污染，绝大多数藻类均不能生存，仅有极少数种类对某些重金属或化学物质抗性强的藻类可以生长。

表 8-3　赤潮与水华

	赤　潮	水　华
发生场所	海　洋	淡　水
主要藻类	原核和真核藻类，少数原生动物、桡足类和红色细菌等。尤其为真核藻类。中国沿海赤潮几乎都是甲藻类和硅藻类	原核、真核藻类，尤其是原核藻类
引起原因	水体的富营养化（主要是磷、氮元素过剩，尤其是磷的含量是富营养化的限制因素）	
危害	阻塞鱼鳃，有多种真核藻类能产生溶血性毒素、氨毒等多种毒素	原核藻类产生肝毒素、神经毒素等多种毒素。一些真核藻类可产生剧毒物质
	藻类的突发性增殖和高度聚集，大大降低了进入水体深处的光强，影响其他水生生物的生存和繁殖，同时也造成夜间水体缺氧；藻类等生物的大量死亡，被腐生性需氧型微生物分解会产生大量的硫化氢和甲烷等有毒物质，同时也造成水体缺氧	

根据上述几种情况，我们通过采集、鉴别和统计分析后就可以评价某个水体的水质状况，以用于水质的生物监测。同样，也可以利用一些藻类对某些重金属或 N、P 等有较强吸收能力以及光合过程放出 O_2 的特性，大量利用这些藻类的吸收富集作用治理水体的污染，以达到净化水质的目的。

第二节　地衣植物

一、主要特征

地衣植物隶属于植物界的一个门。该门植物的主要特征具体体现在以下几个方面。

（一）地衣的组成

地衣个体是由 1 种真菌和 1 种藻组合的复合有机体。因为两种生物长期紧密地联合在一起，无论在形态上、构造上、生理上和遗传上都形成了 1 个单独的固定有机体。但地衣的形态是由真菌决定。地衣中的藻类可以单独生存，但地衣中的真菌离开藻类无法单独培养而死亡。

构成地衣的真菌，绝大部分属于子囊菌，少数属于担子菌，还有极少数属于半知菌。

构成地衣的藻类为绿藻或蓝藻中的 20 多个属，最多的是绿藻的共球藻属和桔色藻属、蓝藻的念珠藻属，占 90%左右。

（二）地衣的形态（图 8-17）

1. 壳状　地衣体是色彩多种多样的壳状物，菌丝与基质紧密相连接，有的还生假根伸入基质中，因此，很难剥离。壳状地衣约占全部地衣的 80%。如生于岩石上的茶渍衣属和生于树皮上的文字衣属。

2. 叶状　地衣体呈叶片状，四周有瓣状裂片，常由叶片下部生出一些假根或脐附着于基质上，易与基质剥离。如生在草地上的地卷衣属、脐衣属和生在岩石上或树皮上的梅衣属。

3. 枝状　地衣体树枝状，直立或下垂，仅基部附着于基质上。如直立地上的石蕊属、石花属、悬垂分支生于云杉、冷杉树枝上的松萝属。

但这 3 种类型的区别，不是绝对的，其中有不少是过渡或中间类型，如标氏衣属由壳状到鳞片状；粉衣科地衣，由于横向伸展，壳状结构逐渐消失，呈粉末状。

（三）地衣的结构

叶状地衣的构造，可分为上皮层、藻胞层、髓层和下皮层。上皮层和下皮层均由致密交织的菌丝构成。藻胞层是在上皮层之下由藻类细胞聚集成 1 层。髓层介于藻胞层和下皮层之间，由一些疏松的菌丝和藻细胞构成，这样的构造称“异层地衣”，如蜈蚣衣属、梅衣属（图 8-18）。

还有些属藻细胞在髓层中均匀地分布，不在上皮层之下集中排列成 1 层（即无藻胞层），这样的构造称“同层地衣”，如猫耳衣属（图 8-19）。

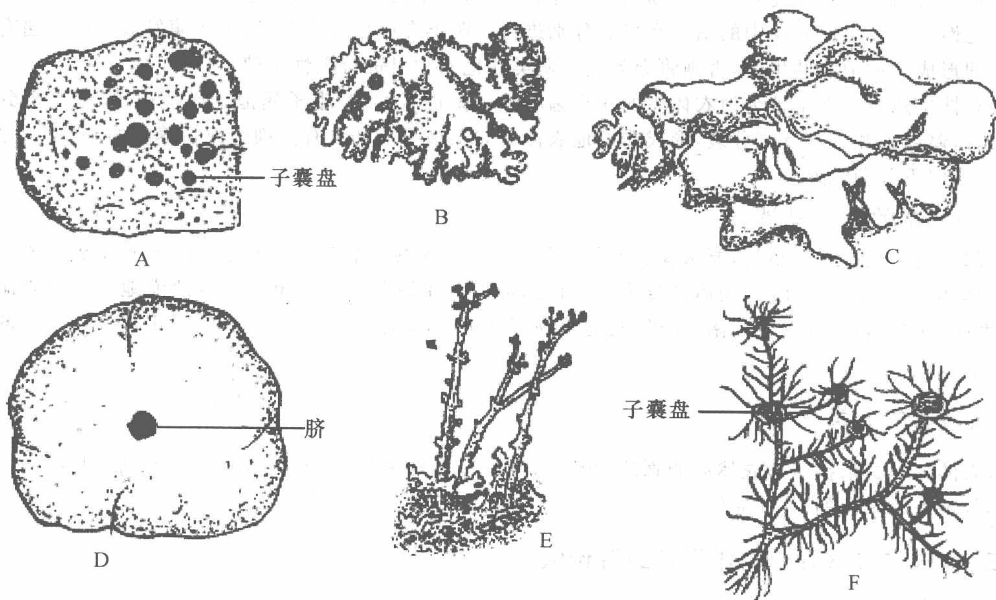


图 8-17 地衣的形态

A. 壳状地衣(毡衣属) E,F. 枝状地衣(E. 石蕊属 F. 松萝属)

B—D. 叶状地衣:[B. 梅衣属 C. 地卷属 D. 皮果衣属(腹面观)]

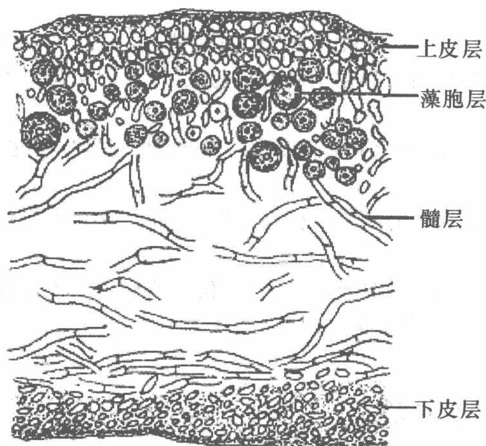


图 8-18 异层地衣

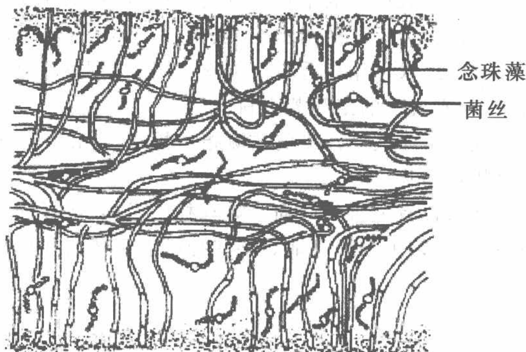


图 8-19 同层地衣

叶状地衣一般为异层地衣;壳状地衣多为同层地衣,也有异层地衣;枝状地衣为异层地衣。

地衣的各种色彩,主要是上皮层内部含有大量的橙色、黄色或其他色素而形成的。

(四)地衣的营养

地衣体中的菌丝缠绕藻细胞,并从外面包围藻类。藻类光合作用制造的有机物,大部分被菌类所夺取;藻类和外界环境隔绝,不能从外界吸取水分、无机盐和二氧化碳,只好依靠菌类供给。它们是一种特殊的共生关系。菌类控制藻类,地衣体的形态几乎完全是由真菌决定的。

有人曾试验把地衣体的藻类和菌类分离,分别培养,而藻类生长、繁殖旺盛,菌类则被饿死。可见地衣体的菌类,必须依靠藻类生活。

(五)地衣的繁殖

1. 营养繁殖 营养繁殖是最普通的繁殖形式,主要是地衣体的断裂,1 个地衣体分裂为数个裂片,每个

裂片均可发育为新个体。此外,粉芽、珊瑚芽和碎裂片等,都是用于繁殖的构造。

2.无性生殖 由地衣体中的菌类和藻类分别进行。菌类多产生分生孢子,孢子萌发成菌丝后遇有适合的藻类即形成新的地衣共生体,否则将会死去。藻类在地衣中可进行无性生殖。

3.有性生殖 有性生殖为地衣体中的子囊菌和担子菌进行的,产生子囊孢子或担孢子,孢子落到藻细胞上萌发,藻细胞和菌丝反复分裂,形成新的地衣体。如果孢子落到没有藻细胞或无养料的基质上,也能萌发为菌丝,但不久即饿死。

(六)地衣的生活习性

大部分地衣是喜光性植物,要求新鲜空气,因此,在人烟稠密,特别是工业城市附近,见不到地衣。地衣能忍受长期干旱,干旱时休眠,雨后恢复生长,因此,可以生在峭壁、岩石、树皮上或沙漠地上。地衣耐寒性很强,因此,在高山带、冻土带和南、北极,其他植物不能生存,而地衣独能生长繁殖,常形成一望无际的广大地衣群落。

二、地衣的分类

地衣的分类是依据于地衣体内的真菌的类型,可分为子囊衣纲、担子衣纲和半知衣纲。其中子囊衣纲的个体数量占地衣门的99%左右。

三、地衣在自然界中的作用及经济价值

1.地衣是生物分布的开路先锋 生长于峭壁和岩石上的地衣,能分泌地衣酸,腐蚀岩石,使岩石表面逐渐龟裂和破碎,再加上自然界的风化作用,使岩石表面变为土壤,为以后高等植物分布创造条件。

2.地衣可供食用 地衣体中含有淀粉和糖类,好多种地衣可供食用,如石耳、石蕊、冰岛衣等。在北极和高山苔原带,分布着面积数十里至数百里的地衣群落,为驯鹿和鹿等动物的主要饲料。北欧一些国家用地衣提取淀粉、蔗糖、葡萄糖和酒精。

3.地衣可供药用 地衣用于医药,我国古代就利用地衣作药材。松萝、石蕊、石耳是沿用已久的中药。

4.有的地衣可提取染料 过去从许多种地衣中提取天然染料,如化学用的石蕊试纸,过去用染料衣提取红靛(石蕊)为化学的指示剂,现在已为人工合成所代替。

5.有的地衣可用作香料 地衣可用于制香料,配制化妆品、香水和香皂原料。如利用扁枝属、树花属、梅衣属、肺衣属中的某些芳香料。

6.地衣可作大气污染的监测指示植物 由于地衣对空气中的有害气体很敏感,因此可作为大气污染的监测指示植物。

7.地衣也有危害的一面 如森林中云杉、冷杉树冠上常为松萝等地衣挂满,不仅影响树木的光照和呼吸,且易成为害虫的栖息地。某些种类生于茶树和柑橘树上,也危害树木的生长。

第三节 苔藓植物

一、苔藓植物的主要特征

(一)植物体的形态结构

苔藓植物的生活史中有两种类型的植物体,一为配子体,一为孢子体,二者差异很大,下面分别予以介绍。

1.配子体 苔藓植物的配子体为小型绿色自养的单倍体的植物体。高一般为一至数厘米或十几厘米,最大的也不过30～40cm。从外形上可分为两大类:

(1)叶状体 扁平,有背腹之分,内部有或无组织分化,具单细胞假根(图8-20A,B)。

(2)茎叶体 有茎、叶分化(图8-20C,D),但不是真正的茎和叶,体内无明显的组织分化或虽有不同程度的组织分化,但仍无维管组织。

假根为单细胞,或为多细胞组成。因此,苔藓植物的茎叶体确切地说应为“拟茎叶体”。葫芦藓配子体

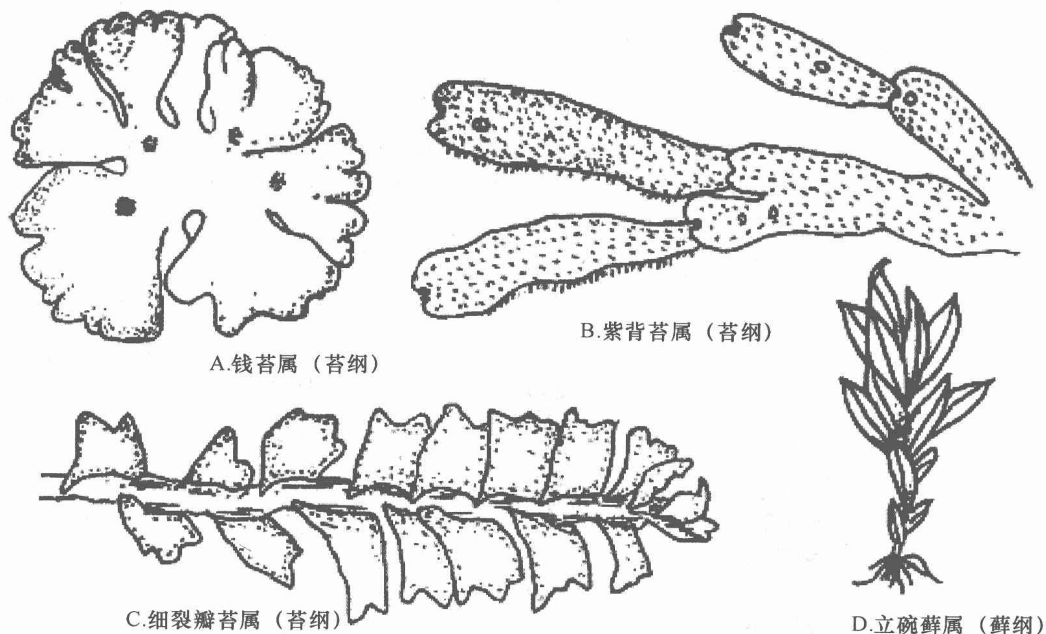


图 8-20　苔藓植物配子体的形态
A,B. 叶状体　C,D. 茎叶体

的茎分化为表皮、皮层和由纵向伸长的薄壁细胞组成的中轴三部分(图 8-21B)。仅少数种类的茎分化程度明显一些,如提灯藓属。至少叶的结构更简单,大多由 1 层细胞组成,无叶脉,大多在相当于主脉的位置上有 1 条(少数 2 条)中肋。中肋由一群纵向伸长的厚壁细胞组成,主要起支持作用。叶上的气孔不闭合。关于配子体如何运输水分的问题,尽管一些人认为茎的中轴或输导束中的导水细胞有输导作用。但一般说,主要是靠茎叶之间形成的毛细管作用,而且叶片细胞仅一层,也可以直接吸收水分。

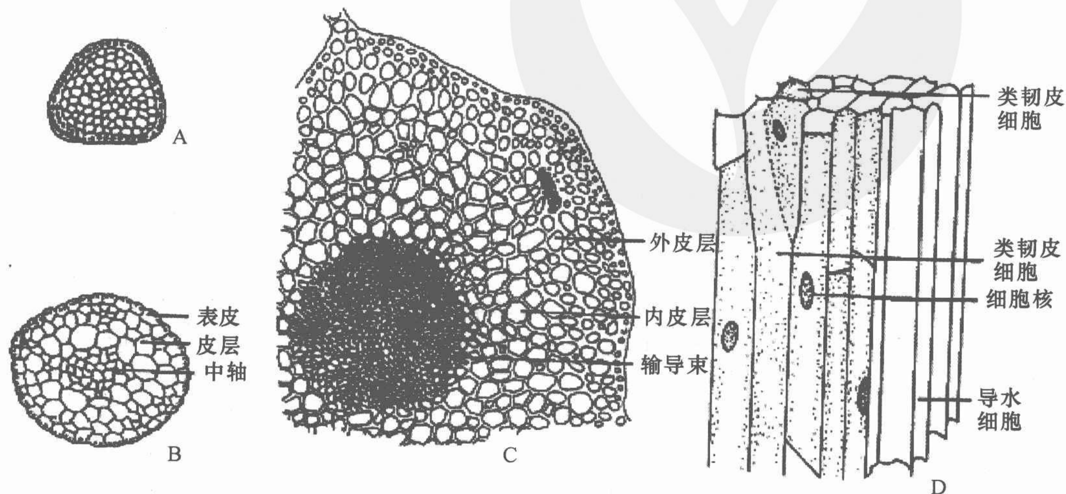


图 8-21　藓类植物配子体茎的结构(横切面观)
A. 四齿藓属:茎无明显组织分化　B. 葫芦藓属:茎有表皮、皮层和中轴的分化
C. 提灯藓属:茎的横切面一部分,有表皮、皮层和中央输导束的分化
D. 提灯藓属:茎的纵切面一部分

2. 孢子体　苔藓植物孢子体的形态简单,绝大多数由孢蒴、蒴柄和基足三部分组成(图 8-23)。孢蒴结构复杂,是产生孢子的器官,生于蒴柄的顶端,幼嫩时绿色,成熟后多为褐色或棕红色。有些种类的蒴柄也

具有配子体茎中的输导束以及导水细胞和类韧皮细胞，如金发藓属等。孢子体不能独立生活，生于配子体上，基足伸入配子体组织内，吸收配子体的养料。基足周围细胞的胞壁多曲折，扩大了表面积，便于配子体和孢子体间营养物质的传输。

（二）生殖器官

苔藓植物的有性生殖器官为多细胞结构，且有多个不育细胞构成的保护壁层。雄性生殖器官叫精子器（图 8-22A），棒状或球形，外有 1 层不育细胞组成的精子器壁。其内的精原细胞各自发育成长形、弯曲并具 2 条鞭毛的精子（图 8-22B）。雌性生殖器官叫颈卵器（图 8-22C，D），形状似长颈烧瓶，由 1 细长的颈部和膨大的腹部组成。颈部为 1 层细胞围成，中央有 1 条沟称颈沟，颈沟内有 1 列颈沟细胞。腹部内有 1 卵细胞，卵细胞的上方与颈沟细胞最下 1 个细胞之间还有 1 个腹沟细胞。受精前颈沟细胞和腹沟细胞均解体，颈沟成为精子进入颈卵器腹部的通道。

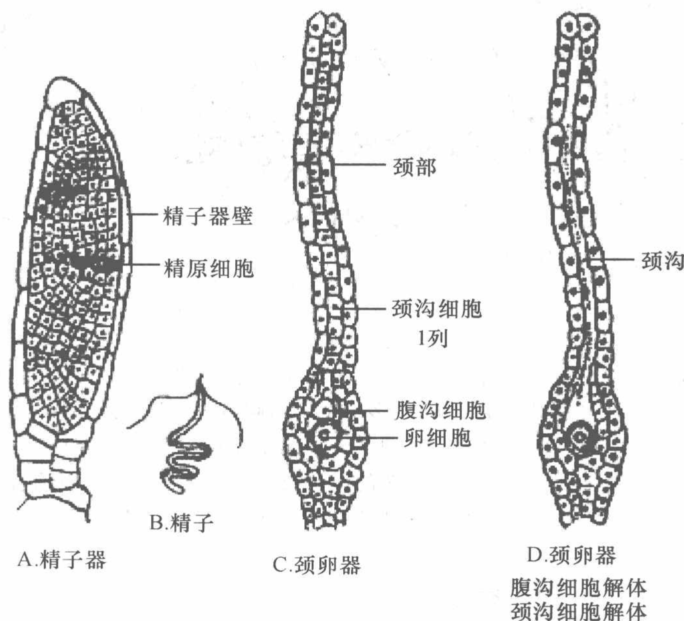


图 8-22　苔藓植物钱苔属的有性生殖器官

（三）有性生殖和胚的形成

苔藓植物的有性生殖均为卵式生殖。但在受精时精子需在有水的条件下游至颈卵器，并从颈沟进入，与腹部的卵融合。受精卵不经休眠即进行分裂。

（四）生活史

苔藓植物的生活史为孢子减数分裂，异形世代交替，但配子体占优势，而其他所有的高等陆生植物正好与苔藓植物相反，均为孢子体发达的异形世代交替。此外，苔藓植物的孢子首先萌发产生绿色的丝状体，称为原丝体，再由原丝体发育成配子体（图 8-25）。

（五）分布与生境

苔藓植物分布很广，绝大多数陆生，但多生于阴湿环境，在树干、树叶上都有生长，有些种类生于裸露的岩面，耐旱力很强。也有些种类水生。苔藓植物对大气中的 SO_2 较敏感，常可作为大所污染的监测植物。

综上所述，苔藓植物是一群小型的非维管高等植物，不同于真核藻类、地衣的主要表现是：①植物体大多有了类似茎叶的分化；②生殖器官为多细胞结构，且有不育细胞组成的保护壁层；③受精卵均发育为胚；④绝大多数生活在阴湿的陆地上。

苔藓植物不同于其他类群的高等植物，主要表现在：①在营养结构上，苔藓植物体虽大多有茎叶的分化，但并不是真正的茎和叶，根也是假根，确切地说应为“拟茎叶体”；特别是体内无维管组织的分化，仍属于非维管植物，这是它们和维管植物的最大区别；②在生殖结构上，苔藓植物的生活史为孢子减数分裂型，具

世代交替，是配子体占优势的异形世代交替，而且孢子体不能独立生活，寄生于配子体上，主要依赖配子体提供养料，这是它们和其他高等植物的又一明显区别。

二、苔藓植物的分类概述

苔藓植物通常为一个门，即苔藓植物门。分为藓纲、苔纲和角苔纲3纲。约2300种，中国约2100种。但也有的学者将苔藓植物分为3个门，即藓门、苔门和角苔门。本教材仍采一门三纲的分类系统。三纲的主要异同比较如表8-4。

表8-4　苔藓植物三纲的主要特征比较

项目		藓纲	苔纲	角苔纲
配子体	形态	茎叶体，叶多螺旋排列，辐射对称	叶状体；或茎叶体，叶排列成2或3列，有背腹之分，两侧对称	叶状体
	假根	多细胞，单列，具分支	单细胞	单细胞
	中肋	绝大多数叶具中肋	无	无
	细胞中的叶绿体数	多数	多数	少，1至数个
	蛋白核	无	无	有
原丝体		发达，1个原丝体可产生多个配子体	不发达，1个原丝体仅产生1个配子体	同苔纲
孢子体	组成	由孢蒴、蒴柄和基足组成	同藓纲	无蒴柄，仅具孢蒴和基足
	蒴柄	蒴柄在孢蒴成熟之前伸长	蒴柄在孢蒴成熟之后伸长	无
	孢蒴开裂方式	多为盖裂	多为纵裂	自上而下二瓣开裂
	孢蒴中的中轴	多具中轴	无	具纤细中轴
	蒴盖	有	无	无
	蒴齿	有	无	无
	环带	有	无	无
	弹丝	无	有	具假弹丝

三、苔藓植物的代表种类

（一）藓纲的代表种类

藓纲均为茎叶体，其主要识别特征见表8-4。现重点以世界性的广布葫芦藓为代表试述其配子体和孢子体的形态、结构、生殖及生活史。

葫芦藓：属于藓纲、葫芦藓科、葫芦鲜属、小型土生藓类。

1. 葫芦藓的配子体

（1）配子体的发育　配子体由孢子发育而成。孢子在适宜条件下萌发，首先形成绿色的丝状体，称原丝体，形状类似具多分支的丝状绿藻。当发育到一定阶段，从原丝体上产生多个芽，每个芽各自长成1个新一代的配子体。即：1个孢子 → 1个原丝体 → 多个配子体。

（2）配子体的形态结构　葫芦藓的配子体为“茎叶体”，高约1cm，直立丛生。茎的基部具多细胞组成的假根，主要起固着作用。茎通常分化为表皮、皮层和中轴三部分（图8-21B）。叶卵形或舌形，具1条中肋，螺

旋排列，多生于茎的上部。

(3)生殖器官和卵式生殖　葫芦藓多为雌雄同株，精子器和颈卵器分别生于不同的分支顶端(图 8-25)。产生精子器的分支叫雄枝，其顶端中央有多个橘红色的棒状精子器。精子器内精原细胞产生具 2 条鞭毛的长形弯曲的精子。产生颈卵器的分支称为雌枝，其顶端中央有一至几个颈卵器。

游动精子借助于雌雄枝之间的水游至颈卵器，并从颈部进入颈卵器内，1 个精子与 1 个卵完成受精作用形成受精卵。

2. 葫芦藓的孢子体

(1)孢子体的发育　在颈卵器内的受精卵不经休眠就不断分裂形成细长的胚。以后，蒴柄迅速伸长，并使幼嫩的孢蒴顶破颈卵器；断离的颈卵器残片仍罩在幼嫩的孢蒴上并成为蒴帽。幼嫩的孢蒴很小，绿色；成熟时较大呈葫芦状，棕色至红褐色。蒴柄的基部为伸入配子体雌枝顶端组织中的基足。

(2)孢子体的形态结构　孢子体包括孢蒴、蒴柄和基足三个部分(图 8-23)。整个孢子体通过基足寄生在雌枝顶端的颈卵器中。蒴柄的内部结构类似于配子体的茎，有表皮、皮层和中轴的分化。

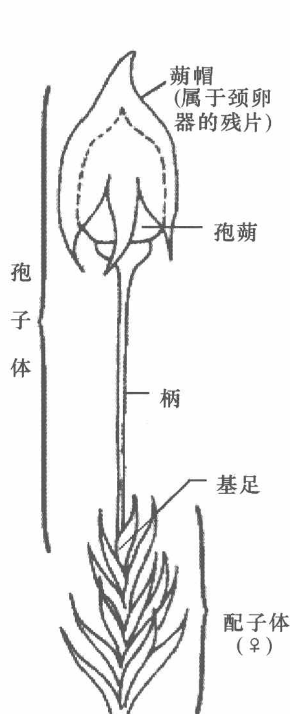


图 8-23　葫芦藓的雌配子体和孢子体

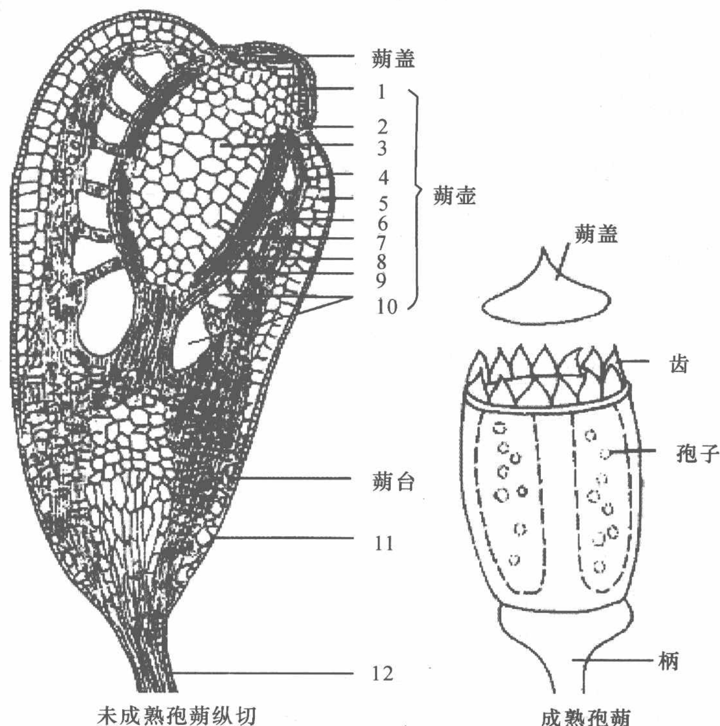


图 8-24　葫芦藓孢蒴

1. 蒴齿　2. 环带　3. 蒴轴　4. 表皮　5. 蒴壁　6. 同化丝　7. 外孢囊　8. 孢原组织　9. 内孢囊　10. 气室　11. 气孔　12. 蒴柄

(3)孢子的产生和散放　孢蒴是孢子体的最重要结构，由蒴盖、蒴壶和蒴台三部分组成。蒴壶的结构复杂(图 8-24)，其中的孢原组织经分裂产生孢子母细胞，再经减数分裂产生单倍体的孢子。蒴盖与蒴壶的连接是借助于由数环细胞构成的环带。

孢蒴成熟时，环带常在干燥的条件下自行卷落，蒴盖也因而脱落。孢蒴的这种开裂方式称为盖裂。蒴盖脱落后，蒴壶口部的蒴齿露出。蒴齿因为大气干湿度的变化而发生微翘和微弯，以使齿片边缘带一些孢子散出。由此看出，蒴齿的结构和特性有助于孢子散发；蒴柄也可在干湿条件变化时发生扭转，由此带动孢蒴转动，借其一定的离心力散放出一些孢子。可见，孢子散发与环境干湿条件的变化有关，与环带、蒴齿和蒴柄有关，尤其是蒴齿。

3. 葫芦藓的生活史　葫芦藓的生活史中，有配子体世代和孢子体世代相交替的现象，这种现象称为世代交替(图 8-25)。

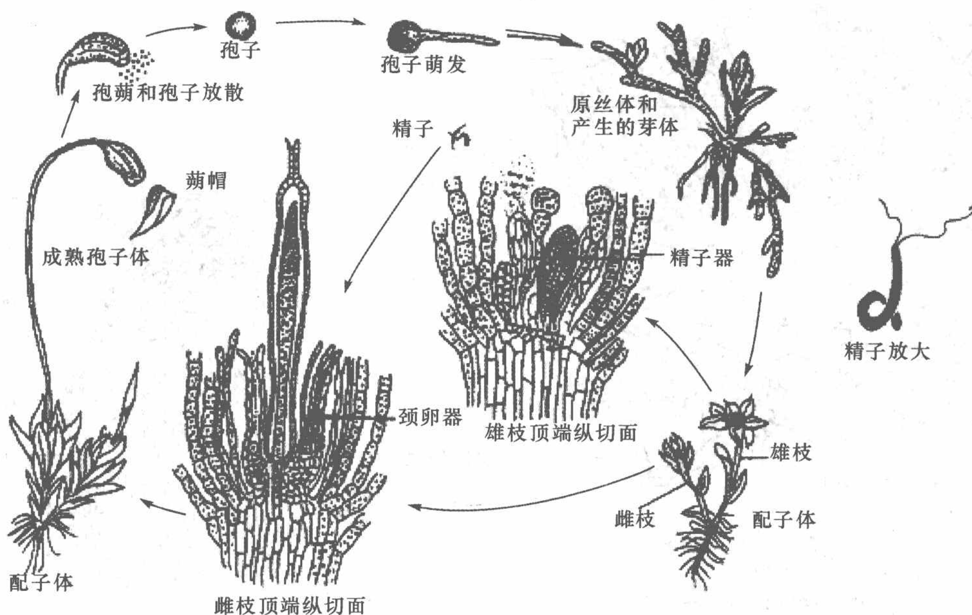


图 8-25　葫芦藓的生活史(自《中国藓类属志》上册第 1 页)

(1)配子体世代,又称有性世代,见图 8-26。

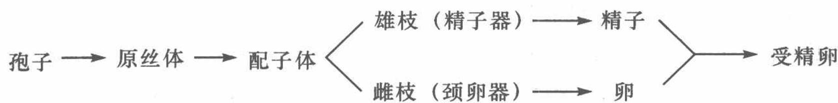


图 8-26　配子体世代

(2)孢子体世代,又称无性世代,见图 8-27。

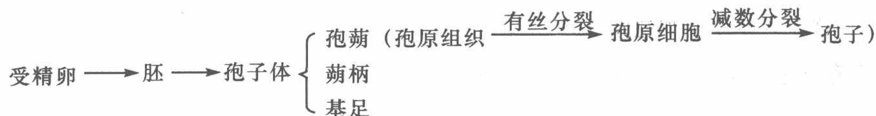


图 8-27　孢子体世代

藓纲中其他常见的种类如泥炭藓属、小金发藓属、真藓属、绢藓属等以及在进化上有重要价值的藻苔等。

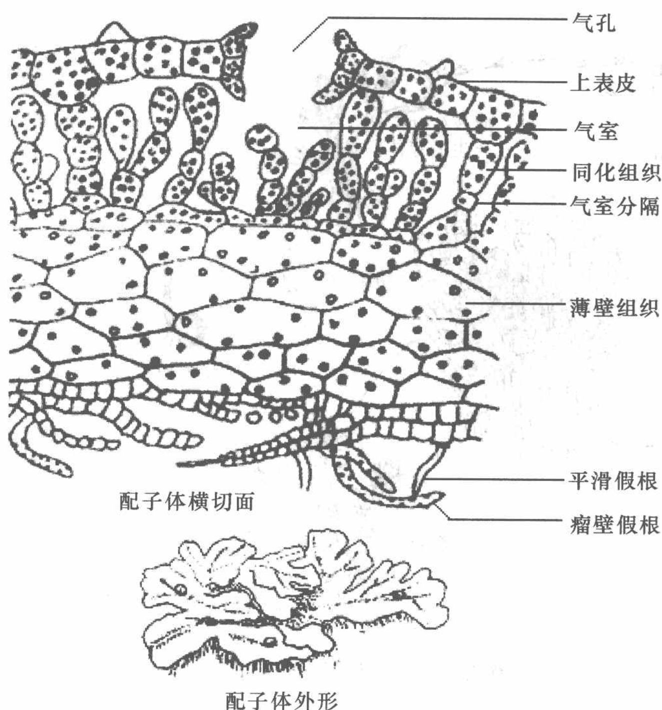
(二)苔纲的代表种类

苔纲的主要特征及其和藓纲的主要区别已列于表 8-4 中。需强调的是,苔纲的配子体和藓类相比,区别较大。它们有两种类型:扁平的叶状体和有背腹之分、两侧对称的茎叶体。苔纲约有 8000 多种。通常以地钱为重点代表植物进行讨论。

地钱是地钱目、地钱属中最常见的植物,为世界广布种。常生于沟边、温室地面、花盆以及其他阴湿墙脚和地面等处。

1. 地钱的配子体　地钱的配子体扁平叶状,多次二叉分支,绿色,有光合作用能力,宽 1～2cm。叶底面有许多单细胞假根,伸入土中,具有吸收水和无机盐的作用。将叶状体横切,可见有明显的组织分化(图 8-28)。地钱的气孔与葫芦藓一样,不能闭合。

在地钱叶状体的背面有一种进行营养繁殖的杯状结构,称胞芽杯,其内产生多个绿色的胞芽。胞芽散落土上后,从两侧凹入处向外方生长,最后形成 2 个新的地钱叶状体。地钱雌雄异株,各有颈卵器和精子器,进行卵式生殖。



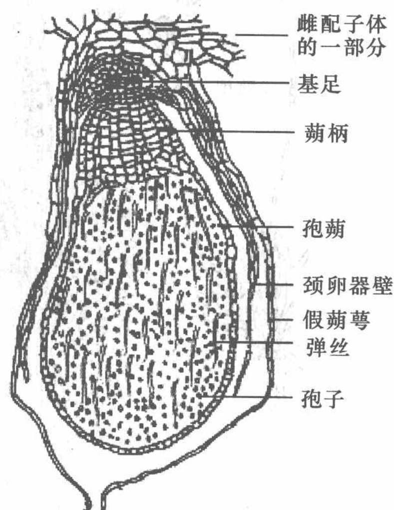


图 8-28 地钱配子体(叶状体)

图 8-29 地钱孢子体纵切

2. 地钱的孢子体 如图 8-29 所示，孢蒴近球形，无蒴盖、蒴齿、环带和蒴轴；蒴柄短；整个孢子体通过基足倒生于颈卵器基部配子体的组织中。孢蒴内的大部分孢原组织产生了孢子母细胞，经减数分裂产生许多单倍体的孢子；另有少部分孢原组织转化为丝状弹丝，其胞壁具螺旋状加厚，它在受到干湿条件变化影响时，会发生扭曲弹动，有助于孢子的散发。颈卵器随着受精和孢子体的发育而逐渐长大，到孢子体形成时包在孢子体外面，有保护作用，这和葫芦藓不同。孢蒴成熟时，顶部不规则纵裂，并有弹丝的弹动将孢子散出。

苔纲其他常见种类有叶苔、大羽苔、中华光萼苔等。

四、苔藓植物的经济和生态价值

苔藓植物的经济和生态价值主要有以下几方面：

1. 苔藓植物的吸水性很强，吸水量高时可达植物体干重的 10～20 倍。这一特性一方面在自然界的水土保持上有重要作用；另一方面可用来作花木长途运输的保水保湿包装材料，还可用作花卉栽培的保湿通气基质，或用以铺苗床。

2. 有些苔藓植物可药用。如金发藓有解毒止血作用；蛇苔可解热毒、消肿止痛、治疗疮痈肿和蛇咬伤等；暖地大叶藓对治疗心血管病有较好疗效。

3. 由于苔藓植物的叶片大多为一层细胞厚，对环境污染敏感，可用来作大气污染(SO_2 等)的监测植物。

4. 一些苔藓植物含有生长调节物质，经试验有促进种子萌发和幼苗生长的作用。

5. 苔藓植物在湖泊演替为陆地和陆地沼泽化等方面均有重要作用。

第四节 蕨类植物

蕨类植物是一群进化水平最高的孢子植物，在分类上立为一门，它们和苔藓植物以及真核藻类的最大区别是孢子体内有了维管组织的分化，而且在形态上具有了真正的根、茎、叶。它们和种子植物一起统称为维管植物，但它们仍不产生种子，这又是和种子植物最大的区别之一。蕨类植物也有人称之为维管隐花植

物。蕨类植物的有性器官为精子器和颈卵器，和苔藓、裸子植物一起统称为颈卵器植物。

一、蕨类植物的主要特征

（一）孢子体

1.形态和营养器官　蕨类植物的孢子体发达。多为多年生草本，少数为一年生草本，个别种类为木本，如桫椤属。除松叶蕨亚门外，所有的现存蕨类植物均有真正的根、茎、叶的分化。

（1）根　蕨类植物的主根均不发育，通常为不定根。

（2）茎　蕨类植物的茎有地上的气生茎和地下的根状茎之分。低等种类多具地上气生茎；有一些种类既具气生茎，又具根状茎；高等蕨类植物绝大多数仅具根状茎。

（3）叶　蕨类植物的叶可分为下列几种不同的类型：

①从进化水平上可分为小型叶和大型叶。小型叶较原始，其特点是仅具1条叶脉，无叶柄，也无叶隙。低等蕨类植物均为小型叶。大型叶为进化类型的叶，其特点是叶脉具各种分支，形成各种脉序，具叶柄和叶隙。仅高等蕨类（真蕨类）为大型叶。

②从形态上可分为单叶和复叶。

③从功能上可分为营养叶和孢子叶。前者仅有进行光合作用制造营养物质的功能，无生殖功能，故也称不育叶。后者可以产生孢子囊和孢子进行繁殖，所以也称能育叶。有些蕨类植物没有营养叶和孢子叶之分，同一叶片既具营养功能，又可产生孢子具有繁殖的功能，这种叶称为同型叶，或称一型叶（图8-30）。另有些蕨类具有两种不同功能的叶，即营养叶和孢子叶，称为异型叶，又称两型叶（图8-30）。

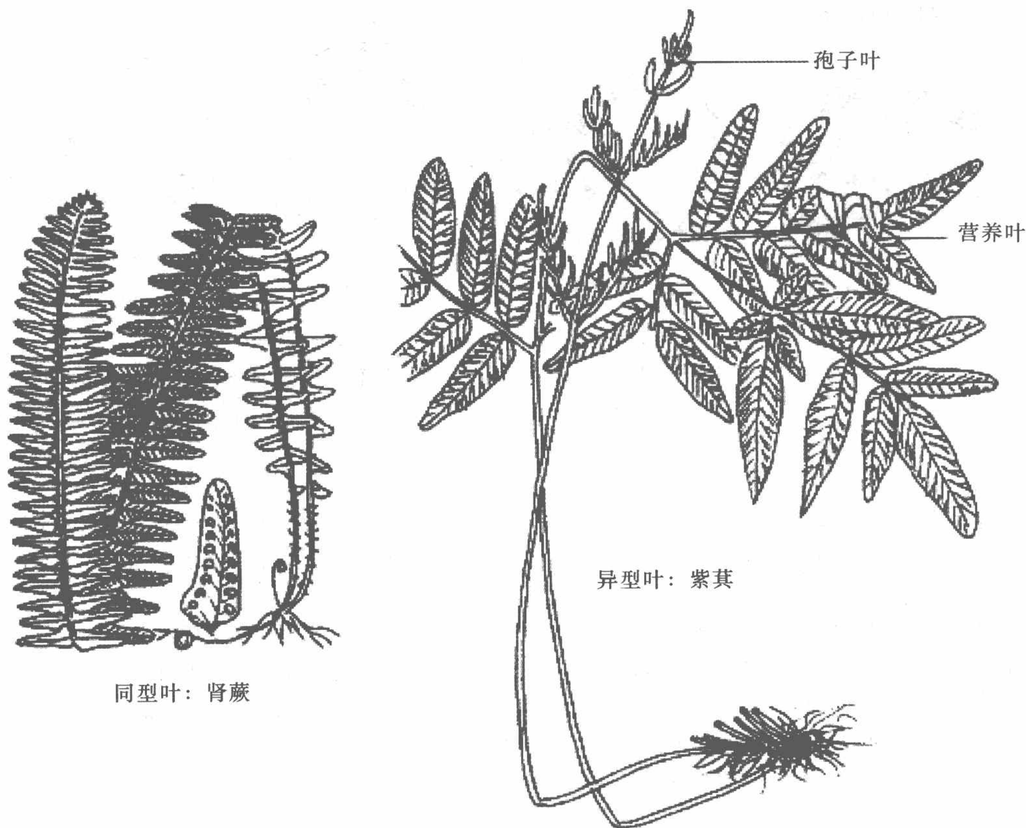


图8-30　同型叶和异型叶

2.维管组织　蕨类植物的维管组织分化程度不高，由木质部和韧皮部组成。木质部的分子大多由环纹、螺纹或梯纹管胞以及木薄壁组织组成，仅在少数种类具导管，如卷柏属或蕨属中的某些种。韧皮部主要由筛胞、筛管和韧皮薄壁组织组成，但无伴胞。现在生存的蕨类绝大多数无维管形成层，所以没有次生结

构，仅有初生结构。

3. 中柱　中柱是维管植物茎的初生结构中的复合组织。它是由中柱鞘、维管系统、髓等组成。蕨类植物的中柱类型多种多样，其中主要有原生中柱、管状中柱、网状中柱、具节中柱(图 8-31)等。

在种子植物中的中柱类型为进化水平高的真中柱(图 8-31L)和散生中柱(图 8-31K)。

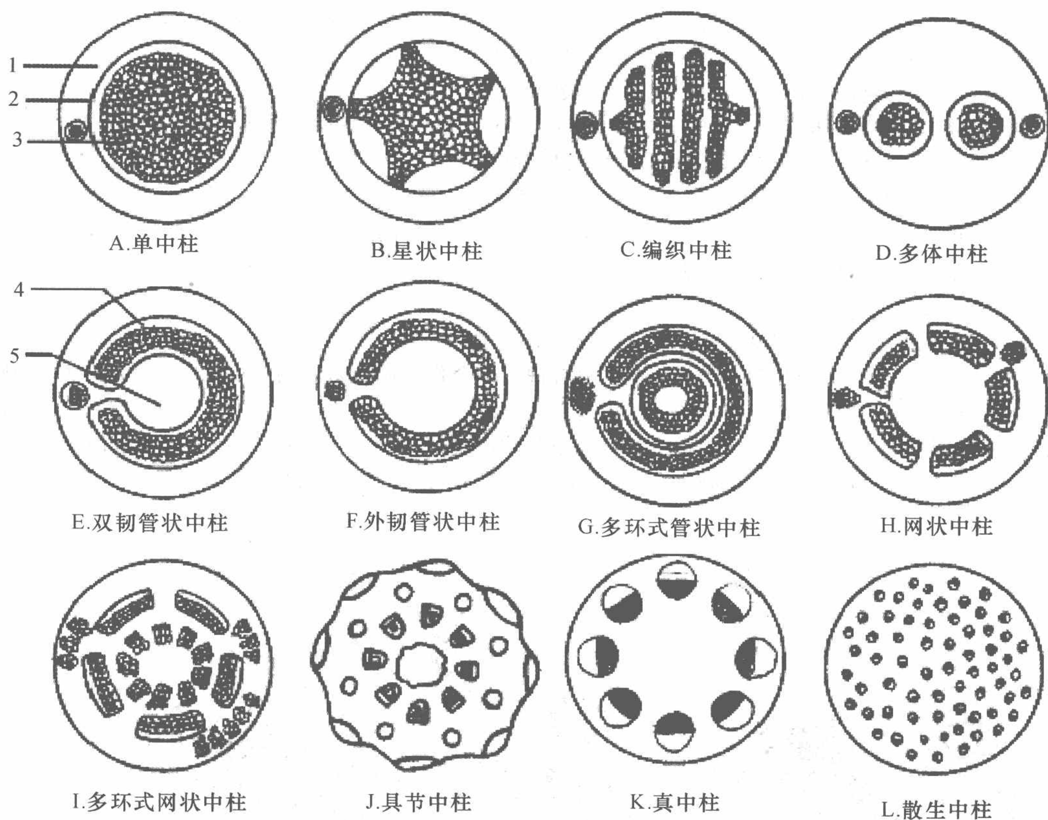


图 8-31　蕨类植物和种子植物主要中柱类型图解

A—C. 原生中柱　1. 皮层　2. 中柱鞘　3. 木质部　4. 韧皮部　5. 髓

4. 孢子囊和孢子　孢子囊是蕨类植物孢子体上产生孢子的多细胞无性生殖器官。不同的蕨类植物其孢子囊的发育、结构和着生位置均不同(图 8-32)。

(1)孢子囊　从孢子囊的发育和结构上可分为两种类型：一为厚孢子囊，一为薄孢子囊。前者较为原始，是由孢子叶的一群原始细胞发育产生的，孢子囊成熟时其囊壁一般为多层细胞组成。而薄孢子囊是由孢子叶上的 1 个原始细胞发育产生的，成熟时孢子囊的壁仅为一层细胞。这种类型较进化，大型叶蕨类的绝大多数种类属于此类型。

(2)孢子　蕨类植物的孢子都是在孢子囊中经过减数分裂产生的单倍体的单细胞结构。绝大多数蕨类植物在同一个孢子体上产生的孢子形状和大小相同，称为孢子同型或称同型孢子。但有一部分种类的孢子体上产生的孢子囊有大、小两种类型，在大孢子囊中产生大而数目少的大孢子，在小孢子囊中产生较小而数目多的小孢子。这种在同一植物体上产生大、小两种孢子的叫孢子异型，或称异型孢子，如卷柏类、水韭类和一些水生真蕨类。大孢子将萌发产生雌配子体，小孢子则萌发产生雄配子体。

(二)配子体

1. 配子体的形态和营养方式　蕨类植物的配子体又称为原叶体，是由单倍体的孢子直接萌发产生的。配子体均很微小，生活时期短，无根、茎、叶的分化，具单细胞假根。从营养方式上配子体可分为两类；一类为不含叶绿素，埋生土中，与真菌共生，依靠共生的真菌获取营养，褐色，柱状，常二叉分支；具假根；特别是体内具有断续的维管组织。石松类植物中有和真菌共生的配子体。另一种类型为绿色，光合自养型的配子

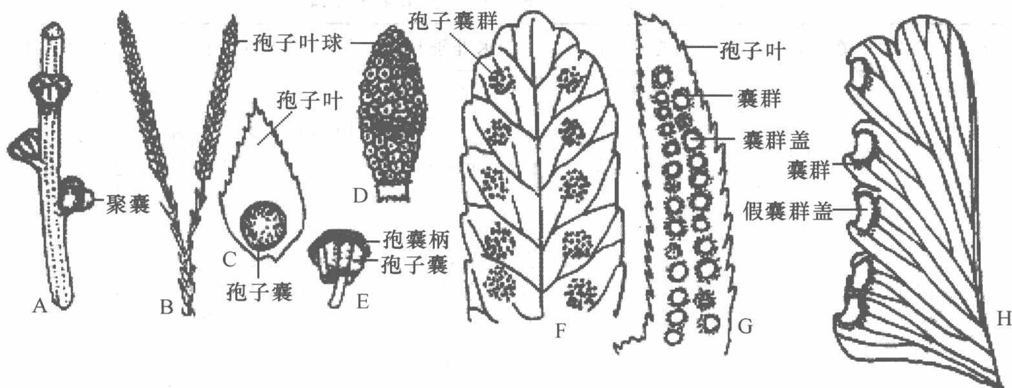


图 8-32　蕨类植物的孢子囊

A. 3 个孢子囊形成聚囊(松叶蕨属)　F—H. 孢子囊在孢子叶背面聚成孢子囊群

B,C. 孢子叶聚集成孢子叶球,孢子囊单生孢子叶近轴面基部(石松属)

D,E. 孢囊柄聚集成孢子叶球,孢子囊长筒形,生于孢囊柄六角形盘状体下面(木贼属)

F. 无囊群盖(水龙骨属)　G. 具囊群盖(鳞毛蕨属)　H. 具假囊群盖(铁线蕨属)

体,可以独立生活。楔叶类和真蕨类的配子体为此类型。真蕨类的配子体大多为心形的叶状体。

2. 有性生殖器官和受精条件　蕨类植物的有性器官为多细胞的颈卵器(雌性器官)和精子器(雄性器官)。但和苔藓植物相比,蕨类植物的颈卵器相对退化,颈卵器的腹部埋入配子体组织中,内有 1 卵,颈部较短,颈沟细胞也少。精子器多为球形,精子均具鞭毛,除石松类的精子具 2 条鞭毛和长卵形外,其他各类蕨类均为具多条鞭毛并呈螺旋形弯曲的精子。蕨类植物的有性生殖均为卵式生殖。受精过程必须在有水的条件下才能完成。

(三)生活史

蕨类植物的生活史均具世代交替,孢子减数分裂。但和苔藓植物相比又有所不同,蕨类植物是孢子体发达的异形世代交替,配子体虽微小,但大多可独立生活。

(四)生境和分布

蕨类植物分布广泛。在平原、草地、沟溪、山地、林下和淡水中均有生长。但由于它们的维管组织分化程度还不高,受精过程也离不开水,对陆生环境的适应还不完善。所以,蕨类植物大多仍生活在沟谷和阴湿环境,在热带和亚热带地区的种类和数量均较多。

二、蕨类植物的分类概述

对于蕨类植物的分类有各种不同的意见,国内外的学者提出了多种分类系统(吴兆洪、秦仁昌,1991)。本书采用的是中国学者秦仁昌教授于 1978 年提出的分类系统。该系统包括的科属仅为中国产的。他把现代蕨类作为 1 个门,即蕨类植物门。下分为 5 个亚门:松叶蕨亚门(又称裸蕨)、石松亚门、水韭亚门、楔叶亚门和真蕨亚门。5 个亚门的主要区别见表 8-5。

三、蕨类植物的代表种类

(一)石松亚门的代表种类

石松亚门的主要识别特征为孢子体小型,直立或匍匐;小型叶,鳞片状,螺旋状排列,或呈 4 行排列;孢子叶密集枝端形成孢子叶球;孢子同型或异形;配子体微小,生地下与真菌共生,或部分绿色;精子长卵形,具 2 条鞭毛。常见代表属石松属和卷柏属(图 8-33,34)。

表 8-5　蕨类植物 5 个亚门主要特征比较

特征		松叶蕨亚门	石松亚门	水韭亚门	楔叶亚门	真蕨亚门
孢子体	根	假根	真根	真根	真根	真根
	茎	具根状茎和地上气生茎	具地上气生茎	粗壮似块茎	具根状茎和气生茎，节间和节明显，节间中空	绝大多数仅具根状茎，极少类具木质气生茎
	叶	小型叶，具 1 条叶脉或无	小型叶具 1 条叶脉	小型叶，细长条形，具叶舌	小型叶，鳞片状，轮生，侧面彼此联合成鞘齿状。非绿色，1 条叶脉	大型叶，幼叶拳卷具各种类型的脉序，一部分为单叶，多为复叶
	孢子囊	厚孢子囊，2 个或 3 个形成聚囊	厚孢子囊，单生孢子叶叶腋基部，孢子叶密集枝端形成孢子叶球	厚孢子囊，生于孢子叶基部特殊的凹穴中	厚孢子囊 5～10 个生于孢囊柄六角形盘状体下面	极少为厚孢子囊，绝大多数为薄孢子囊。孢子囊聚集成囊群，生于孢子叶背面或背缘，多具囊群盖
	孢子	孢子同型	有的为孢子同型（石松目），有的为孢子异型（卷柏目）	孢子异型	孢子同型，具弹丝	孢子多同型，少数水生蕨类孢子异型
配子体	形态营养	柱状，有分支，不含叶绿素，与真菌共生，体内有断续维管组织	极度退化，柱状、不规则块状等。无叶绿素，与真菌共生；有的部分组织含叶绿素；有的种类在孢子壁内发育	极度退化，有雌、雄配子体之分，在大、小孢子壁内发育	绿色，垫状，自养	绿色自养，多为心形
	精子	螺旋形，具多条鞭毛	纺锤形或长卵形，具 2 条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛
常见物种		我国仅有松叶蕨 1 种	各种石松和卷柏	中华水韭，水韭	问荆、木贼、节节草	蕨、铁线蕨、肾蕨等各种蕨类，桫椤

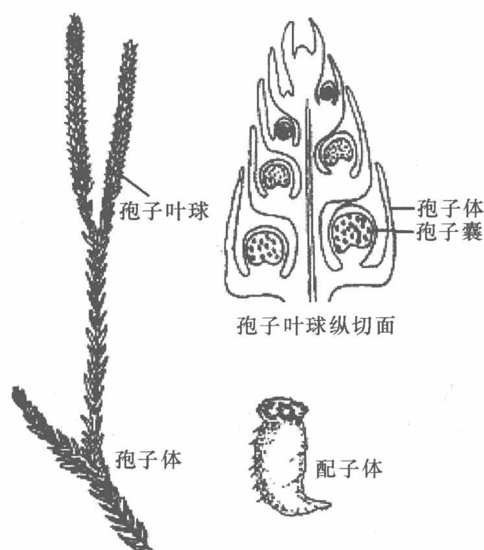


图 8-33　石松属

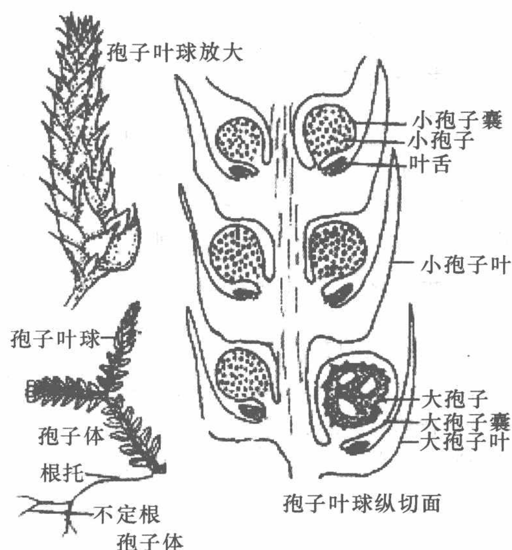


图 8-34　卷柏属

（二）楔叶亚门的代表种类

楔叶亚门的最重要识别特征是孢子体的茎具明显的节和节间，节间中空；小型叶鳞片状，轮生；具节中柱；形成孢子叶球；孢子具弹丝。楔叶亚门的常见种类有问荆(图 8-35)、节节草和木贼等。



图 8-35　问荆孢子体

（三）真蕨亚门的代表植物

本亚门进化水平最高，种类最多。主要识别特征是：除树蕨外孢子体均无气生茎，仅具根状茎；大型叶，具各式脉序；幼叶拳卷；孢子囊聚集成囊群，生于孢子叶背面或背缘，多具囊群盖；配子体多为心形，绿色自养。约 1000 余种。世界广布种——蕨可作为本亚门的代表植物。

1. 蕨　蕨属于薄囊蕨纲、蕨科、蕨属。

(1)蕨的孢子体和孢子生殖

①孢子体的发育和形态结构　受精卵经分裂发育成胚，并继续发育成幼小孢子体和长成大的新一代孢子体(图 8-36)。孢子体为多年生草本，高 1m 左右。根状茎横走，长，黑色，具二叉状分支，生有许多不定根。叶远生，叶柄粗壮；叶片阔三角形，2～4 回羽状复叶。幼叶拳卷。根状茎中为两层同心维管柱的多环网状中柱(8-36)。

②孢子囊结构和孢子散放　孢子囊群线形，生于叶的小羽片背面边缘。小羽片边缘反卷形成假囊群盖，对囊群起保护作用。此外，在小羽片背面(远轴面)与囊群之间还有一极薄的囊群盖。孢子囊仅具 1 层囊壁，但孢子囊中央线上有一列细胞在结构上特殊，这列细胞称环带。环带的下端达孢子囊的柄处，另一端与称为裂口带的 1 列薄壁细胞相连。孢子囊内有多个孢子母细胞，经减数分裂通常产生 64 个单倍体单细胞孢子。孢子成熟时，孢子囊开裂将孢子散出。蕨的孢子囊开裂的机制与环带和裂口带有关(图 8-37)。

(2)蕨的配子体和卵式生殖

①配子体的发育和形态结构　孢子在适宜的条件下萌发产生配子体(原叶体)。蕨的配子体绿色，自养，宽约 0.5～1.00cm；心形，有凹入处为前方。腹面生有许多单细胞假根(图 8-38A)。

②生殖结构和卵式生殖　两性。在原叶体腹面近凹入处附近产生数个颈卵器(图 8-38B)，其腹部埋于配子体组织中，仅颈部露出。有腹面的其他部位均可产生突出表面的球形的精子器，内产多数具数十条鞭毛的螺旋形精子。在有水的条件下，精子进入颈卵器与卵融合，完成受精过程。蕨的生活史为孢子体占优势的异形世代交替，孢子减数分裂。

(3)蕨的生活史　蕨的生活史具有异型世代交替现象(图 8-39)。

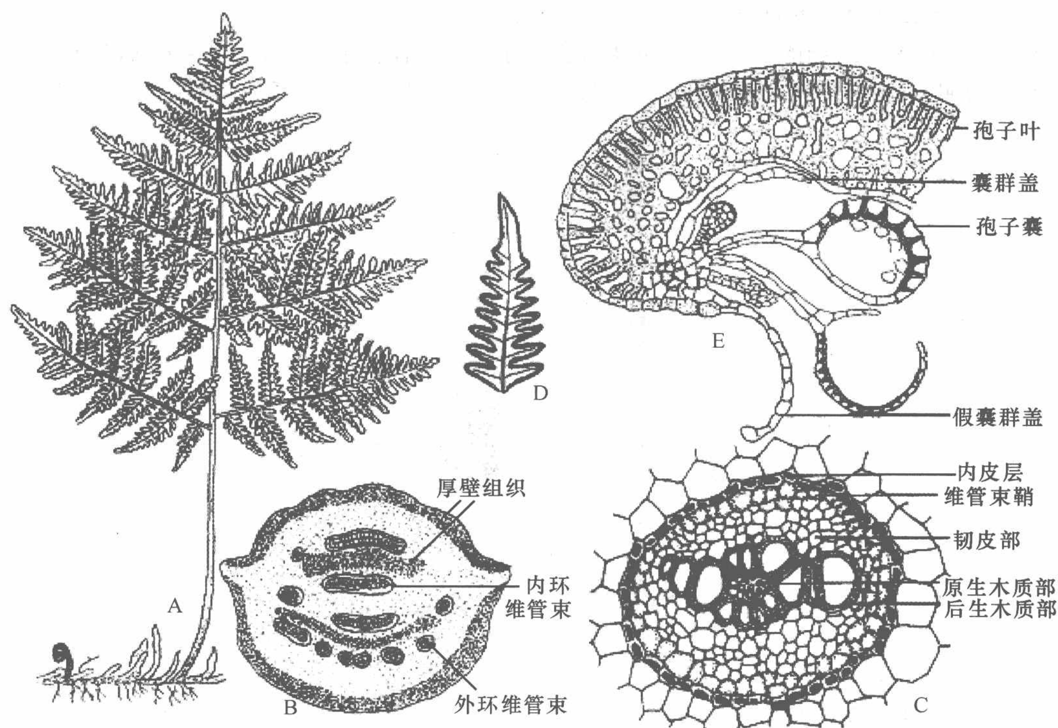


图 8-36　蕨的孢子体

A. 孢子体外形　B. 根状茎横切面　C. 一个维管束放大

D. 一个小羽片，囊群线形边缘生，具假囊群盖　E. 一个小羽片横切面一部分

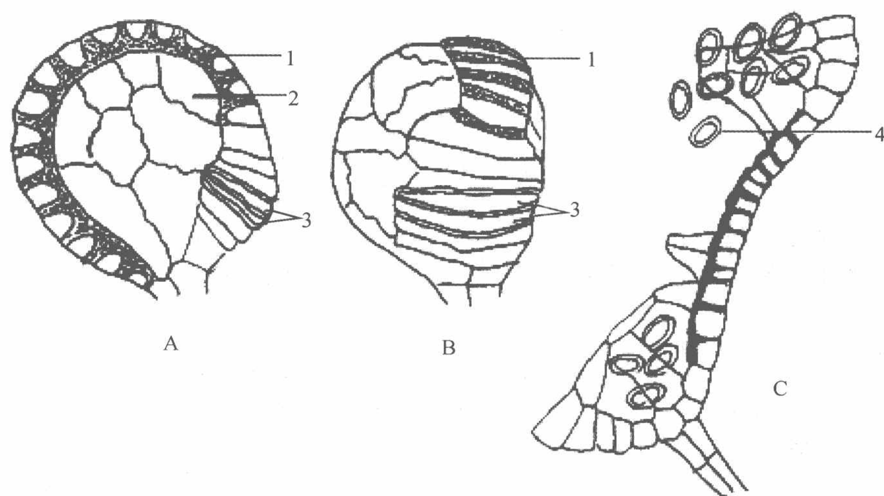


图 8-37　蕨孢子囊的结构及其开放

A，B. 孢子囊的不同侧面观　C. 孢子囊的开裂

1. 环带　2. 薄壁细胞　3. 唇细胞　4. 孢子

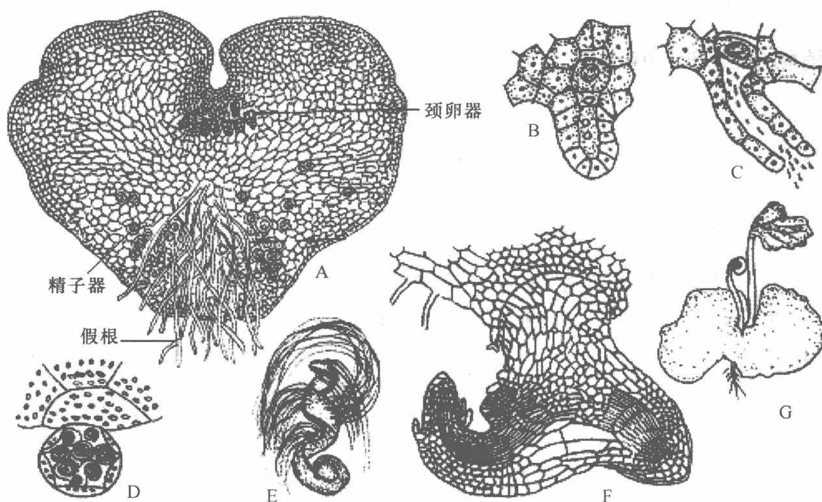


图 8-38　蕨的配子体和有性生殖

A. 配子体腹面观　B,C. 颈卵器放大　D. 精子器放大　E. 精子

F. 胚　G. 从配子体腹面向上长出的幼孢子体

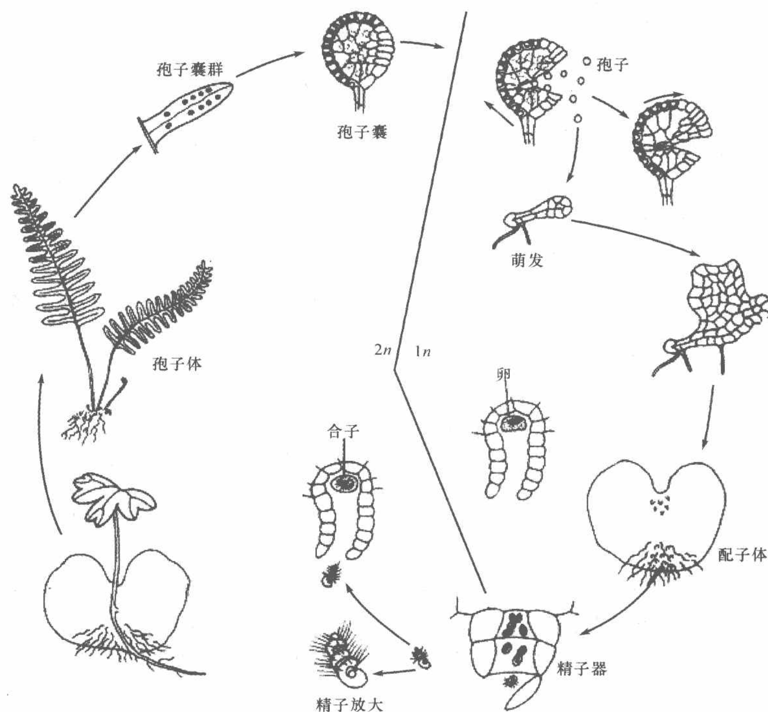
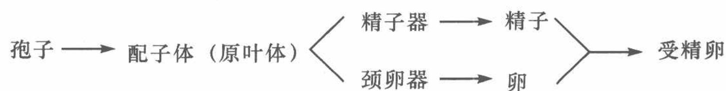


图 8-39　蕨生活史

①孢子体世代:受精卵 →胚 →孢子体(具根、茎、叶的分化)→孢子

②配子体世代:



2.真蕨亚门其他常见植物　真蕨类植物很多,其他常见种类有海金沙、芒萁、铁线蕨、井栏边草、贯众、

桫椤、瓦韦、槐叶苹、满江红等。

四、蕨类植物的经济价值

(一)药　物

据不完全统计,至少有100余种蕨类植物有药用价值。如石松、金毛狗、肾蕨、贯众、苹、槐叶苹、蕨等都具有相应的药用价值。

(二)食　用

多种蕨类可食用。著名的种类如蕨、紫萁、荚果蕨、苹蕨、毛轴蕨等多种蕨类的幼叶可食。蕨的根状茎富含淀粉,可食用和酿酒,桫椤茎干中含的胶质物也可食物。

(三)指示植物

1. 土壤指示蕨类　如铁线蕨、凤尾蕨等属中的一些种为强钙性土壤的指示植物;芒萁属为酸性土指示植物。

2. 气候的指示蕨类　如桫椤生长区域表明为热带亚热带气候地区;巢蕨、车前蕨的生长地表明为高湿度气候环境。

3. 矿物指示蕨类　如木贼科的某些物种可作为某些矿物(金)的指示植物。对勘探某些矿藏有参考价值。

(四) 工业上的用途

石松的孢子可作冶金工业上的脱模剂,还可用于火箭、信号弹、照明弹的制造工业上,作为突然起火的燃料。

(五) 农业上的用途

有的水生蕨类为优质绿肥,如满江红,由于叶内有共生的固氮蓝藻可以固定大气中的氮,因而可提高稻田氮素营养,也可用来作绿肥。同时,它还是家畜家禽的优质饲料。蕨类植物大多含有丹宁,不易腐烂和发生病虫害,常用于苗床的覆盖材料。

(六)观　赏

许多蕨类植物形姿优美,具有很高的观赏价值,为著名的观叶植物类。如铁线蕨、巢蕨属、鹿角蕨属、桫椤、荚果蕨、肾蕨等。

第五节　裸子植物

裸子植物是介于蕨类植物和被子植物之间的一类维管植物,是隶属于种子植物门的一个亚门。种子植物的主要特征体现在以下方面:

1. 有性生殖过程中有花粉管和种子的形成　这是最为重要的特征。花粉管的出现,使种子植物的有性生殖的受精过程完全摆脱了水的限制,使种子植物真正成了陆生植物。种子由于种皮的存在,使幼嫩的胚胎得到严密的保护;并且由于种皮往往有多种附着物的存在,使种子可以借助于气流、水和动物活动等而得到广泛传播,以扩大生存空间。

2. 孢子体异常发达,具有功能健全的根、茎、叶的分化。

3. 配子体异常退化、结构简单,终生寄生在孢子体上,并得到孢子体的有效保护,以便顺利完成有性生殖

种子植物门分裸子植物亚门和被子植物亚门。

一、裸子植物的主要特征

1. 孢子体发达

裸子植物均为木本植物,大多数为单轴分支的高大乔木,有强大的根系。维管系统发达,具形成层和次

生生长;木质部在多数中有管胞,韧皮部只有筛胞而无筛管和伴胞。叶多为针形、条形或鳞形,极少数为扁平的阔叶,叶表皮有较厚的角质层和下陷的气孔,气孔排列成浅色的气孔带,更适应陆生环境。

2. 具胚珠,形成种子

胚珠是种子植物特有的结构,它是由珠心和珠被组成的,珠心相当于蕨类植物的大孢子囊,珠被是珠心外的保护结构,在裸子植物中通常为单层。裸子植物的胚珠裸露,不为大孢子叶所形成的心皮所包被。胚珠成熟后形成种子,种子由胚、胚乳和种皮组成,包含有3个不同的世代:胚来自受精卵,是新的孢子体世代($2n$);胚乳来自雌配子体,是配子体世代(n);种皮来自珠被,是老的孢子体世代($2n$)。但种子的外围没有果皮包被。

3. 形成球花

裸子植物的孢子叶大多聚生成球果状,称为孢子叶球,或球花。孢子叶球单生或多个聚生成各种球序,通常花都是单性,同株或异株。小孢子叶球又称雄球花,由小孢子叶(雄蕊)聚生而成,每个小孢子叶下面生有小孢子囊(花粉囊,图8-40),内有多个小孢子母细胞(花粉母细胞),经减数分裂产生小孢子(单核期的花粉粒),再由小孢子发育成雄配子体(花粉粒)。大孢子叶球又称雌球花,由大孢子叶(心皮)丛生或聚生而成。大孢子叶变态为珠鳞(松柏类)、珠领(银杏)、珠托(红豆杉)、套被(罗汉松)和羽状大孢子叶(苏铁)。大孢子叶的腹面(近轴面,图8-43)生有一至多个裸露的胚珠,珠心(大孢子囊)中的一个大孢子母细胞经减数分裂产生4个大孢子,仅远珠孔端的1个大孢子发育成雌配子体。

4. 配子体进一步退化,寄生在孢子体上

雄配子体是由小孢子发育成的花粉粒,在多数种类中仅由4个细胞组成:2个退化的原叶细胞、1个生殖细胞和1个管细胞。雌配子体由大孢子发育而来,除百岁兰属、买麻藤属外,雌配子体的近珠孔端均产生2至多个颈卵器,但结构简单,埋藏于胚囊中,仅有2～4个颈细胞露在外面。颈卵器内有1个卵细胞和1个腹沟细胞。无颈沟细胞,比蕨类植物的颈卵器更退化。雌、雄配子体均无独立生活的能力,完全寄生在孢子体上。

5. 形成花粉管,受精作用不再受水的限制

裸子植物的雄配子体即花粉粒,通常由风力传播,经珠孔直接进到胚珠,在珠心上方萌发并形成花粉管,进入胚囊,将由生殖细胞所产生的2个精子直接送到颈卵器内,其中1个具功能的精子和卵细胞结合,完成受精作用。因此,受精作用不再受到水的限制。

6. 具多胚现象

裸子植物中普遍具有两种多胚现象,一为简单多胚现象,即由于1个雌配子体上的几个或多个颈卵器同时受精,各自发育成1个胚,形成多个胚;另一种是裂生多胚现象,即由1个受精卵,在发育过程中胚原细胞分裂为几个胚的现象。

此外,花粉粒为单沟型,有时具气囊,无3沟、3孔沟或多孔沟的花粉粒。

从上述裸子植物的主要特征看出,由于它们的孢子体有了进一步的组织分化,具有发达的维管系统和根系,特别是产生种子和形成花粉管,受精过程完全摆脱了水的限制,因而使裸子植物能更好地适于陆生环境和繁衍后代,这在植物进化史上可以说是一个新的里程碑。正因如此,它们在中生代迅速发展并取代了蕨类植物在陆地上的优势地位。

19世纪以前,人们不知道种子植物的繁殖器官中的一些结构和蕨类植物有系统发育上的联系,所以,在裸子植物中,常有两套名词并用或混用,1851年,德国植物学家荷夫马斯特(Hofmeister)将蕨类植物和种子植物的生活史完全统一起来,人们才知道裸子植物的球花相当于蕨类植物的孢子叶球,前者是由后者发展而来的,现将两套名词对照如下:花(球花)—孢子叶球;雄蕊—小孢子叶;花粉囊—小孢子囊;花粉母细胞—小孢子母细胞;花粉粒(单核期)—小孢子;花粉管(含精核等)—雄配子体;心皮—大孢子叶;珠心—大孢子囊;胚囊母细胞—大孢子母细胞;单细胞胚囊—大孢子;成熟的胚囊—雌配子体;胚乳(裸子植物)—部分雌配子体。

二、裸子植物的生活史

现以松属为例介绍裸子植物的生活史。

(一)孢子体和孢子叶球

松属植物为单轴分支的常绿乔木,枝条有长枝和短枝之分,在短枝的顶端生有一束针叶,通常 2、3 或 5 针一束。叶基部常包有 8～12 枚膜质芽鳞组成的叶鞘。当孢子体生长到一定的年龄时,在孢子体上生出雄球花和雌球花。

松属植物花单性,同株。每年春天,雄球花生于当年生新枝基部的鳞片叶腋内,每个小孢子叶的背面(远轴面)有 2 个小孢子囊(图 8-40)。小孢子囊为厚囊性发育,在南方当年秋天可产生许多小孢子;在北方要到第二年春开发生。小孢子有 2 层壁,外壁向两则突出形成气囊,有利于风力传播。

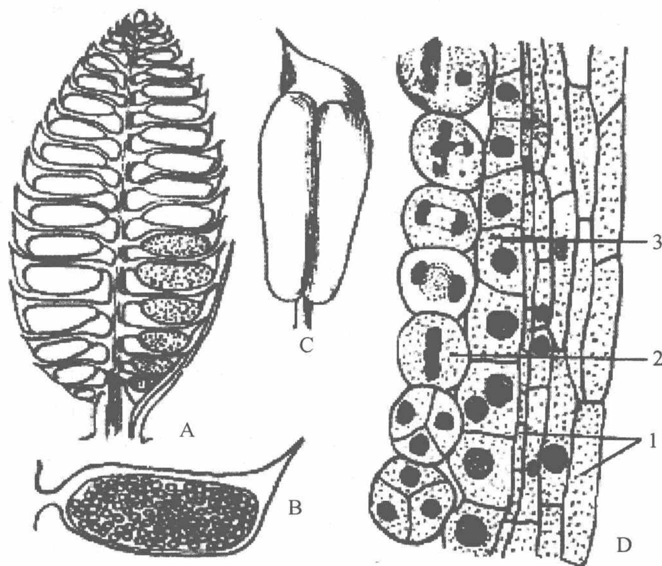


图 8-40 松属的小孢子叶球

A. 小孢子叶球纵切面 B. 小孢子叶切面观

C. 小孢子叶背面观 D. 小孢子囊部分切面

1. 小孢子囊壁 2. 小孢子母细胞 3. 孢原细胞

雌球花单个或几个生于当年生新枝的近顶端,初生时呈红色或紫色,后变绿,由许多珠鳞螺旋状排列在球花的轴上所构成的。珠鳞即为变态的大孢子叶,其远轴面基部还通常有一个较小的薄片,称为苞鳞。每一个珠鳞的近轴面基部着生 2 枚胚珠。胚珠仅 1 层珠被,并在胚珠的顶端形成珠孔。珠心中有一个细胞发育成大孢子母细胞,南方当年秋天(北方要到第二年春)减数分裂形成 4 个大孢子(图 8-43D),但通常只有远珠孔端的 1 个大孢子发育成雌配子体,其余 3 个退化。

(二)雄配子体

雄配子体是由小孢子发育而成的。小孢子是雄配子体的第一个细胞,在小孢子囊内发育,小孢子经过连续的 3 次不等的细胞有丝分裂,形成具 4 个细胞的花粉粒,即雄配子体,见图 8-41。

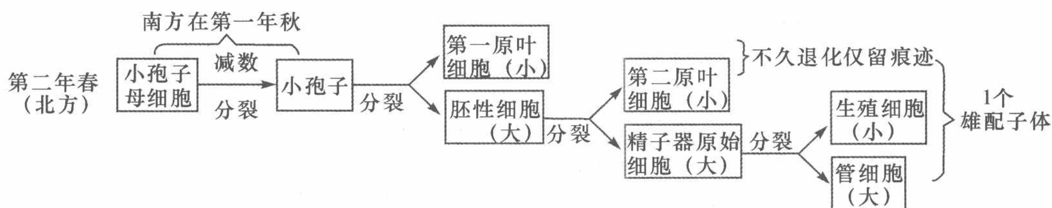


图 8-41 松属雄配子体发育

此时,小孢子囊破裂,花粉粒(含有 1 个生殖细胞和 1 个管细胞)即散出(图 8-42)。

(三)雌配子体

在北方,新枝形成的第二年春产生大孢子,再由大孢子发育成雌配子体。具体是:大孢子在珠心内萌发,细胞核进行分裂,形成 16～32 个游离核。随着冬季的来临,雌配子体即进入休眠期。第三年春天,雌配子体重新活跃起来,游离核继续分裂,至几千个细胞核时,逐渐地由周围向心地形成细胞壁。然后,在靠近珠孔端的几个细胞明显膨大,发育为颈卵器原始细胞,经过一系列的细胞分裂,产生出颈卵器。成熟的雌配子体通常有 2～7 个颈卵器,每个颈卵器通常只有 4 个颈细胞,1 个腹沟细胞和 1 个卵细胞(图 8-43)。

(四)传粉和受精

传粉(含 1 个生殖细胞和 1 个管细胞)发生在雌雄球花产生的第二年晚春。花粉粒借风力传播,飘落在胚珠的珠孔一端,黏到由珠孔溢出的传粉滴中,并随着液体的干枯而被吸入珠孔。花粉粒进入珠孔以后发生的事件如下(图 8-44):

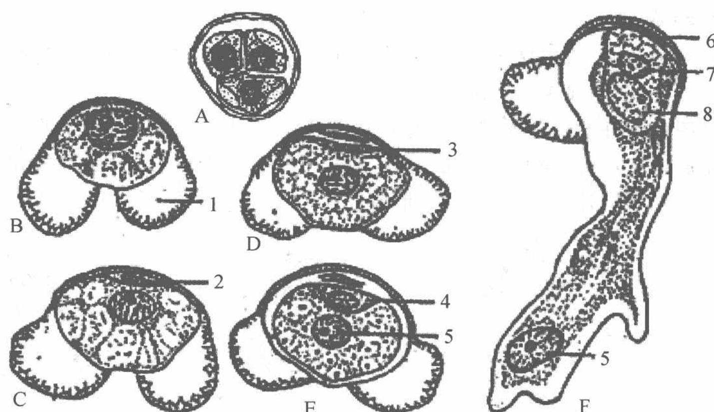


图 8-42 松属雄配子体的发育

A. 小孢子母细胞经减数分裂产生的小孢子四分体 B. 小孢子

C,D. 小孢子萌发成早期的雄配子体 E. 雄配子体 F. 花粉管

1. 气囊 2. 第一原叶细胞 3. 第二原叶细胞 4. 生殖细胞

5. 管细胞 6. 营养细胞 7. 柄细胞 8. 体细胞

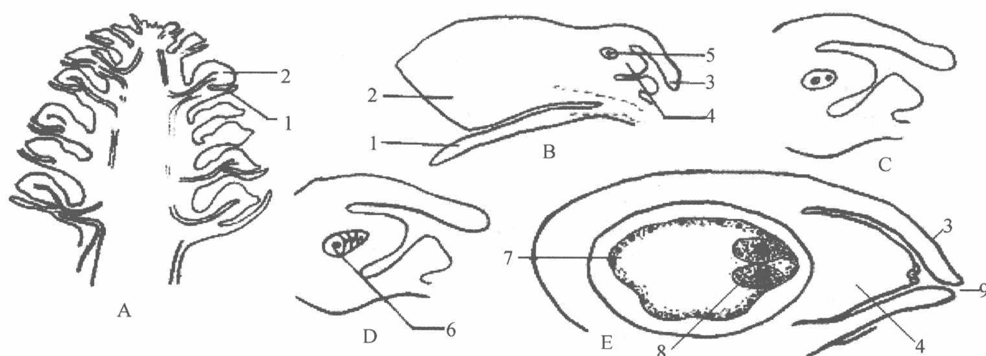


图 8-43 松属大孢子叶及大孢子的发育

A. 雌球花纵切面 B—D. 大孢子叶纵切面，表示大孢子母细胞和大孢子的产生

E. 雌配子体游离核时期

1. 苞鳞 2. 珠鳞 3. 珠被 4. 珠心 5. 大孢子母细胞 6. 大孢子

7. 雌配子体 8. 颈卵器 9. 珠孔

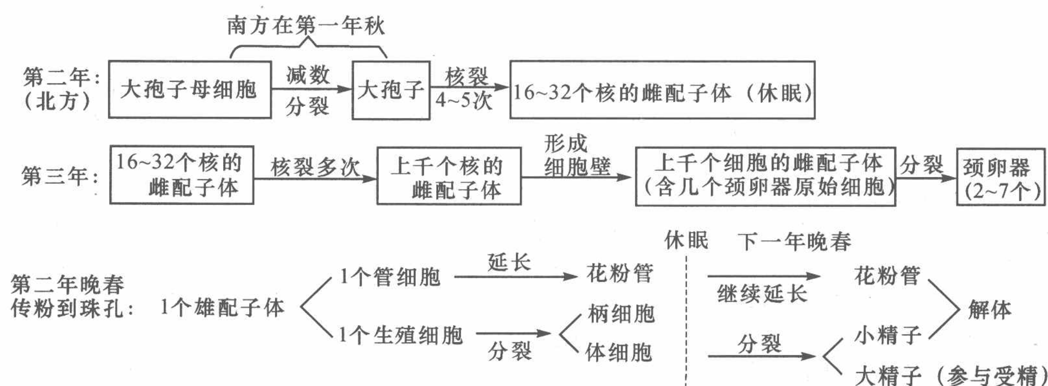


图 8-44 松属的传授和受精

（五）胚胎发育和成熟

松属的胚胎发育较为复杂，具明显的阶段性，通常可以分为原胚阶段、胚胎选择阶段、胚的组织分化和器官形成、胚的成熟和种子的形成等4个阶段。

1. 原胚阶段　从受精卵开始到细胞型原胚的形成，先后经过游离核的分裂，细胞壁的产生和原胚的形成。松属植物的受精卵连续进行三次游离核的分裂，形成8个游离核，这8个游离核在颈卵器的基部排成上下两层，每层4个；接着每层各自再分裂一次，形成4层16个细胞的原胚，如图8-45。

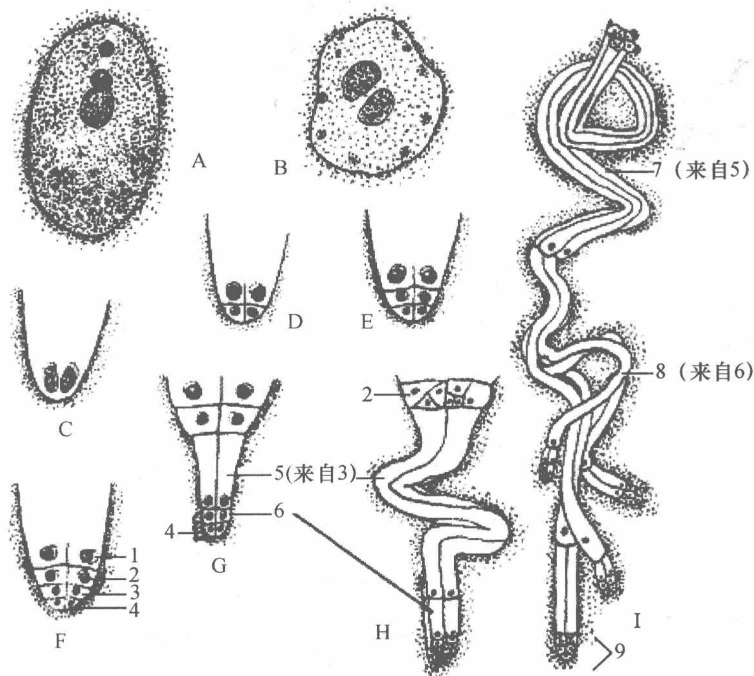


图8-45　松属的胚胎发育过程

A. 受精卵　B. 受精卵核分裂为二　C. 4核原胚
D. 8细胞原胚　E. 12细胞原胚　F. 16细胞原胚
G. 初生胚柄细胞伸长和次生胚柄细胞的形成
. 原胚的下端开始分裂（裂生多胚）　I. 经裂生后所形成的4竞争胚系列
1. 开放层　2. 莲座层　3. 胚柄层　4. 胚细胞层　5. 初生胚柄细胞
6. 次生胚柄细胞　7. 初生胚柄　8. 次生胚柄　9. 胚

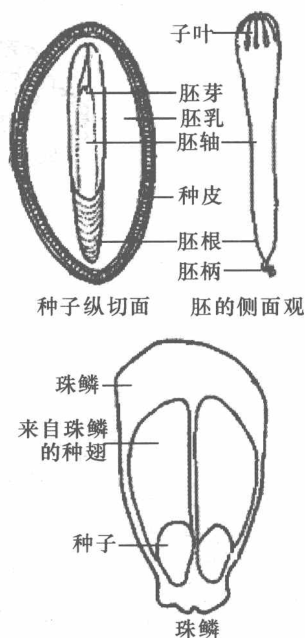


图8-46　松属成熟的胚和种子

2. 胚胎选择阶段　原胚的胚细胞层的4个细胞进行多次横分裂，后来细胞彼此纵向开裂形成相互独立的4个部分，并各自发育成1个胚。这种由一个受精卵发育而来的4个胚细胞相互分离，分别产生4个以上的幼胚，称为裂生多胚现象（图8-45）。松属植物还具有简单多胚现象，有时，这两种情况可能同时出现在一个正在发育的种子中。各个胚胎之间发生生理上竞争，即胚胎选择，结果最后通常只剩下1个（很少2个或更多）幼胚，并正常分化、发育，成为种子的成熟胚。

3. 胚的组织分化和器官形成　胚进一步发育，成为一个伸长的圆柱体，在胚柄一端的根端原始细胞分化成胚根，并朝珠孔；远珠孔区域进一步分化出下胚轴、胚芽和子叶。

4. 胚的成熟和种子的形成　胚胎发育的最后阶段，珠心组织被分解吸收。胚包括胚根、胚轴、胚芽和子叶，包围胚的雌配子体发育为胚乳，珠被发育为种皮（图8-46）。胚、胚乳和种皮构成种子。在种子发育成熟的过程中，雌球花也不断地发育，其中珠鳞的部分表皮分离出来形成种子的附属物即翅，以利于风力的传播。种子一般要休眠一些时候，然后在适宜的环境条件下，胚再开始生长，裂开种皮，发育成新的孢子体植物。

松属胚胎发育过程归纳如下(图 8-47)：

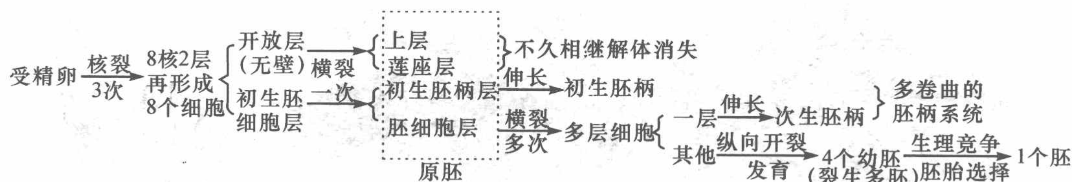
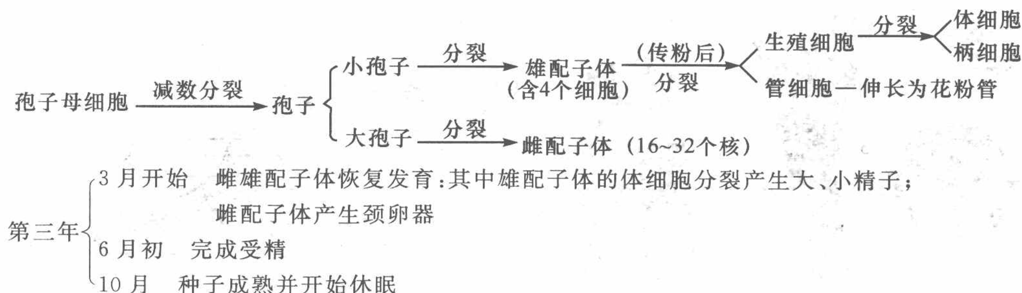


图 8-47　松属植物胚胎发育过程的图解

松属植物的生活史经历的时间长，从开花到次年 10 月种子成熟历时 18 个月。如果从开花前一年的秋季形成花原基开始，则经历了 26 个月，跨越 3 个年头，小结如下(图 8-48)：

第一年 7—8 月：花芽分化。

第二年 4—5 月开始：形成大、小孢子叶球，孢子母细胞发育，完成传粉。



第三年
- 3 月开始　雌雄配子体恢复发育：其中雄配子体的体细胞分裂产生大、小精子；雌配子体产生颈卵器
- 6 月初　完成受精
- 10 月　种子成熟并开始休眠

图 8-48　松属植物从花芽分化到种子成熟过程的图解

三、裸子植物的分类和常见科属代表

裸子植物发生历史悠久，在中生代最为繁盛，到现在大多数种类已经灭绝，仅存 800 多种。现代裸子植物分为苏铁纲、银杏纲、松柏纲、红豆杉纲(紫杉纲)及买麻藤纲(倪藤纲)(或盖子植物纲)5 纲，9 目，12 科，71 属，近 800 种。但《中国植物志》将松柏纲和红豆杉纲合并为松杉纲，这样裸子植物亚门就只包括 4 个纲了。我国是裸子植物种类最多、资源最丰富的国家，有 4 纲，8 目，11 科，41 属，约 240 种；引种栽培 1 科，7 属，约 50 余种，其中有不少是第三纪的孑遗植物，或称“活化石”植物。

(一)苏铁纲

苏铁纲本纲现存仅 1 目，3 科，11 属，约 209 种，分布于热带及亚热带地区。我国有苏铁属 1 属，约 155 种。

苏铁科　常绿乔木，茎干直立常不分支，羽状复叶集生于茎的顶端；雌雄异株，球花顶生，游动精子具多数鞭毛。本科在我国最常见的是苏铁属的苏铁(图 8-49)。

1. 苏铁茎叶的形态　主干柱状通常不分支，顶端丛生大型的羽状复叶，幼叶拳卷(似蕨的叶)，叶基宿存。

2. 苏铁生殖器官的形态结构　雌雄异株。小孢子叶扁平、肉质，紧密地螺旋状排列成圆柱形的雄球花，单生于茎顶。每个小孢子叶下面有许多由 3～5 个小孢子囊组成的小孢子囊群。小孢子囊为厚囊性发育，借表皮细胞壁不均匀增厚而纵裂，散发花粉粒。这是裸子植物中孢子囊机械组织结构与蕨类植物唯一的相似代表。大孢子叶丛生于茎顶，下部成狭长的柄，柄的两侧生有 2～6 枚胚珠。成熟的种子橘红色，胚具 2 枚子叶。苏铁树形优美，为我国常见的观赏树种。茎内髓部富含淀粉，可供食用。种子含油和淀粉，微毒，可供食用和药用。

(二)银杏纲

银杏纲现存仅 1 目、1 科、1 属、1 种，为我国特产，国内外广泛栽培。银杏科为落叶乔木，树干高大，枝分顶生营养性长枝和侧生生殖性短枝(图 8-50)。球花单性，异株。雄球花呈葇荑花序状，小孢子叶有短柄，柄端有 2(稀 3～7)个小孢子囊，精子具多鞭毛。雌球花简单，通常仅有一长柄，柄端有 2 个环行扩大的珠

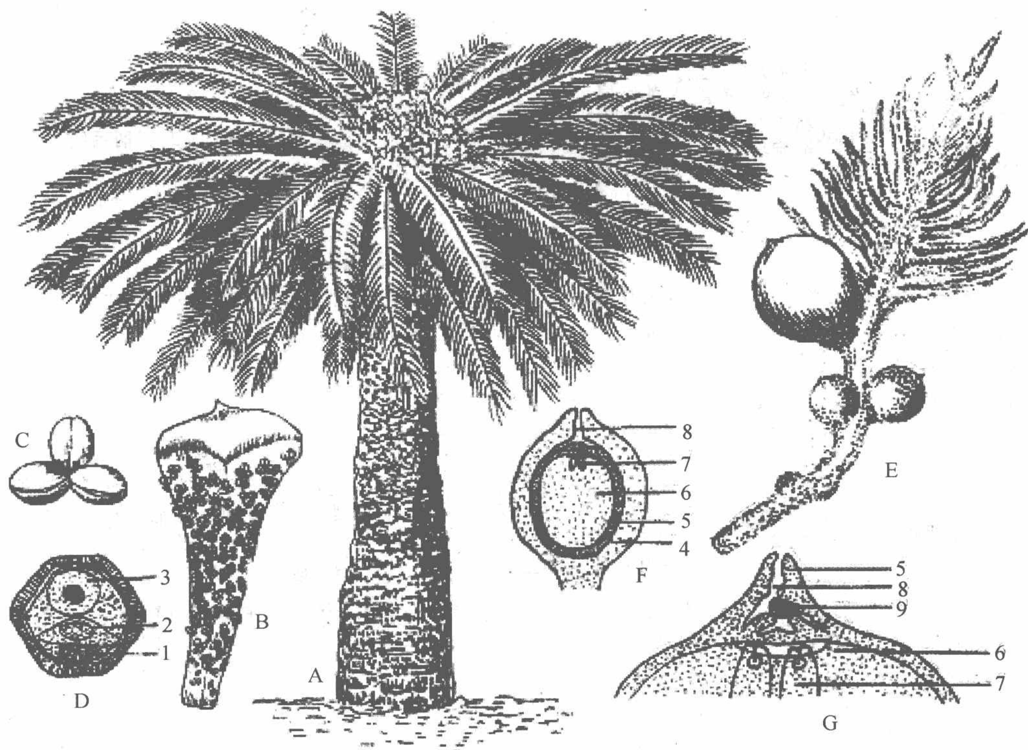


图 8-49　苏铁

A. 植株外形　B. 小孢子叶　C. 聚生的小孢子囊　D. 雄配子体　E. 大孢子叶

F. 胚珠纵切面　G. 珠心及雌配子体的部分放大

1. 原叶细胞　2. 生殖细胞　3. 花粉管细胞(吸器细胞)　4. 珠被　5. 珠心

6. 雌配子体　7. 颈卵器　8. 贮粉室　9. 贮粉室内的花粉粒

领,即大孢子叶,上面各生 1 个直生胚珠,但通常只有一个成熟。种子近球形,核果状,熟时黄色,外被白粉,种皮分化为 3 层,胚乳肉质。胚具 2 片子叶,有后熟现象,种子萌发时子叶不出土。

银杏为我国特产的中生代孑遗植物,现已广泛栽培于世界各地。目前仅知道在浙江天目山有野生状态的银杏树。银杏的树形优美,寿命很长,可作行道树和园林绿化的珍贵树种,木材可供建筑用材,种仁可食(多食易中毒)和药用,叶中含有多种活性物质,其提取物是生产治疗心脑血管疾病和衰老、痴呆等症的特效药。

(三)松杉纲

常绿或落叶乔木,稀为灌木,茎多分支,常有长、短枝之分,茎的髓部小,次生木质部发达,由管胞组成,无导管,具树脂道。叶针形、钻形、刺形或鳞形,稀为条形或披针形。球花单性,同株或异株。雄球花单生或组成花序,由多数小孢子叶组成,每个小孢子叶通常具 2～9 个小孢子囊,精子无鞭毛。雌球花由三至多数珠鳞组成,胚珠生于珠鳞的近轴面,或 1～2 个胚珠生于盘状或漏斗状的珠托上,或由囊状或杯状的套被所包围。雌球花成熟时形成球果或种子核果状。胚具子叶 2～18 枚,胚乳丰富。松杉纲植物的叶多为针形,故称为针叶树或针叶植物。

松杉纲是现代裸子植物中数目最多,经济价值最大,分布最广的一个类群,有 7 科,51 属,约 600 余种,隶属于 4 目,即松柏目、罗汉松目、三尖杉目、红豆杉目。我国有 6 科,23 属,约 150 种。

1. 松科　乔木,叶针形或线形,针形叶常 2～5 针一束,生于极度退化的短枝上,基部包有叶鞘;条形叶在长枝上螺旋状散生,在短枝上簇生。球花单性同株。小孢子叶螺旋状排列,每个小孢子叶有 2 个小孢子囊,小孢子多数有气囊。雌球花由多数螺旋状着生的珠鳞与苞鳞所组成,苞鳞与珠鳞分离(仅基部结合),珠鳞的腹面生有两个倒生胚珠,种子具翅,稀无翅。

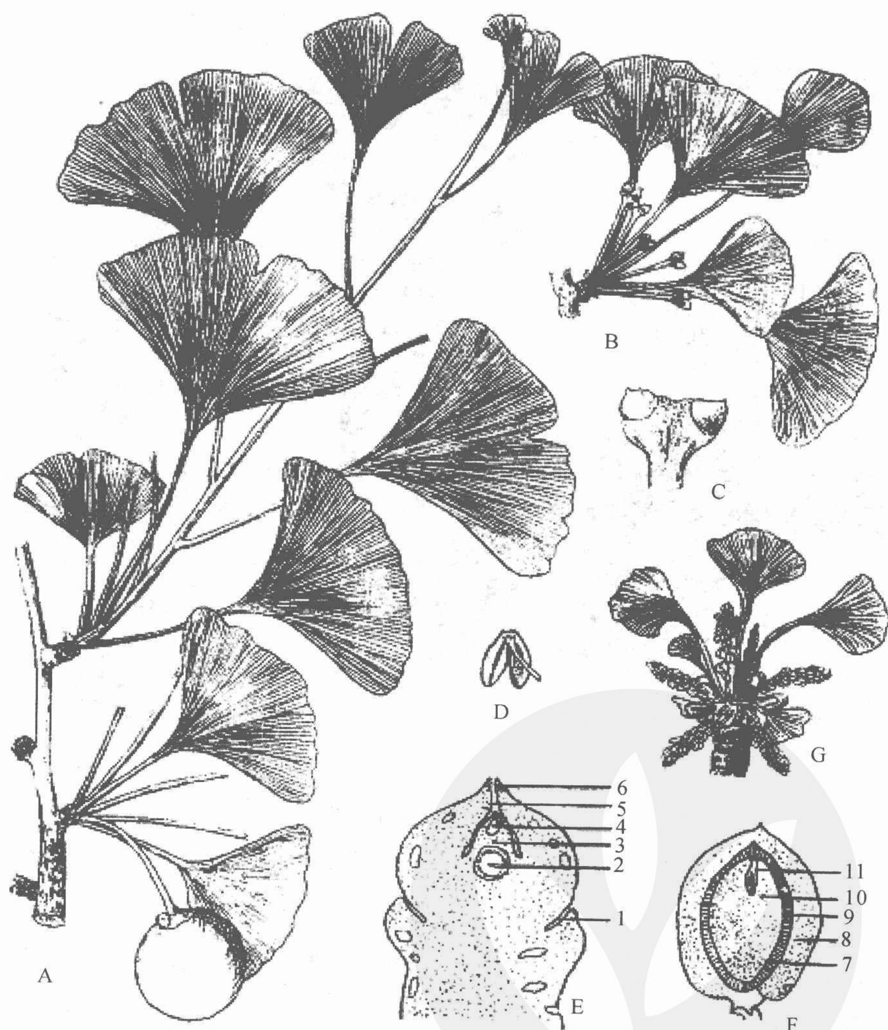


图 8-50　银杏

A. 长短枝及种子　B. 生雌球花的短枝　C. 雌球花　D. 小孢子叶　E. 胚珠和珠领纵切面　F. 种子纵切面　G. 生雄球花的短枝

1. 珠领　2. 雌配子体　3. 珠心　4. 贮粉室　5. 珠孔　6. 珠被　7. 内种皮　8. 外种皮　9. 中种皮　10. 胚乳　11. 胚

本科是松杉纲中种类最多，经济意义最重要的一科，有 10 属，250 余种，主要分布于北半球。我国有 10 属，90 余种，其中许多是特有属和孑遗植物。

松属，常绿乔木，叶针形，通常 2、3、5 针一束，生于短枝的顶端，基部包以叶鞘。球果翌年成熟，种鳞宿存。约 100 余种，我国约有 20 多种，分布于全国各地。常见种有：油松(图 8-51A－C)，马尾松、白皮松、红松、华山松。

本科著名的植物还有银杉(图 8-51D-F)，为著名的活化石植物，常绿乔木，特产于我国广西龙胜和四川南部，为我国的一级保护植物。金钱松(图 8-51G－I)，落叶乔木，叶入秋后变为金黄色，为美丽的庭园观赏树种。雪松，常绿乔木，我国广泛栽培，为世界三大庭园树种之一。

2. 杉科　常绿或落叶乔木。叶条形、钻形或披针形，螺旋状排列，稀对生，叶同型或两型，稀三型。球花单性，同株；小孢子叶具有 2～9 个小孢子囊；珠鳞与苞鳞半合生(仅顶端分离)，能育珠鳞具 2～9 枚直生或倒生胚珠，球果当年成熟。种子具周翅或两侧具窄翅。



图 8-51 油松、银杉和金钱松

A—C. 油松(A. 球果枝 B. 小孢子叶 C. 种子) D—F. 银杉(D. 球果枝 E. 具雄球花的枝 F. 种子) G—I. 金钱松(G. 球果枝 H. 具雄球花的枝 I. 种子)

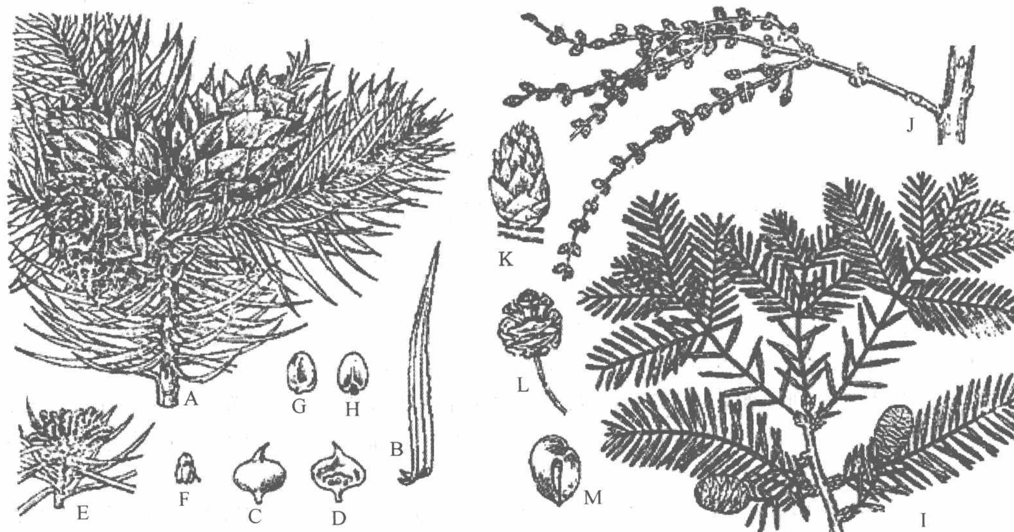


图 8-52 杉木(A—H)和水杉(I—M)

杉木:A. 球果枝 B. 叶 C. 苞鳞背面 D. 苞鳞腹面及珠鳞、胚珠 E. 小孢子叶球枝 F. 小孢子囊 G、H. 种子背、腹面

水杉:I. 球果枝 J. 小孢子叶球枝 K. 小孢子叶球 L. 球果 M. 种子

本科有 10 属 16 种，主要分布于北半球。我国有 5 属，7 种。我国杉科植物著名的有：水杉（图 8-52），为我国特产的稀有珍贵的孑遗植物，分布于四川石柱县、湖北利川县、湖南西北部等地，现各地普遍栽培。水杉的叶和种鳞交互对生，接近于柏科，因此，其在分类学上的位置介于杉科和柏科之间。水松，为第三纪孑遗植物，分布于我国华南、西南；秃杉，仅分布于云南西部怒江和独龙江、贵州雷公山、湖北利川星斗山，为我国珍贵特有树种，和水杉均被列为国家一级保护植物；柳杉，产于浙江天目山、福建、江西等地，为我国特有种。

3. 柏科　常绿乔木或灌木，叶鳞形成刺形，对生或轮生；球花单性，同株或异株。雄球花有 3～8 对交互对生的小孢子叶，小孢子叶具 3～6 或更多的小孢子囊，小孢子无气囊；珠鳞与苞鳞完全合生，着生 1 至多数直生胚珠，交互对生或 3～4 片轮生，球果成熟时种鳞木质化或肉质合生成浆果状。种子两侧具窄翅。

本科 22 属，约 150 种，分布于南北两半球，我国产 8 属 29 种，遍布全国。多为优良材用树种及庭院观赏树木。常见的有侧柏、圆柏、刺柏、柏木等，其中侧柏为我国特产，如图 8-53。

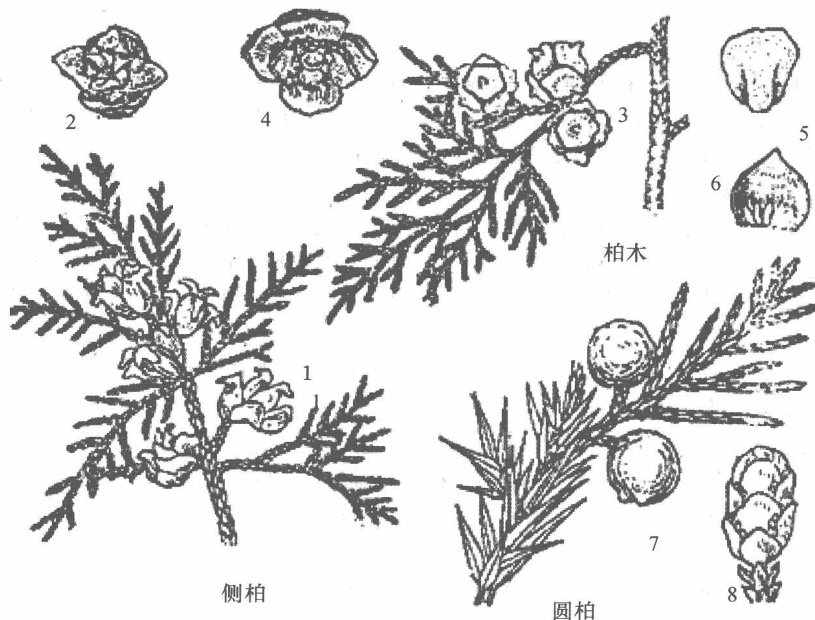


图 8-53　侧柏、柏木和圆柏

1. 侧柏球果　2. 侧柏大孢子叶球　3. 柏木球果　4. 柏木大孢子叶球　5,6. 柏木珠鳞背、腹面　7. 圆柏球果　8. 圆柏大孢子叶球

此外，还包括罗汉松科、三尖杉科和红豆杉科等植物。

四个纲的区别可归纳为表 8-6。

表 8-6　裸子植物亚门的四个纲的特征比较

	苏铁纲	银杏纲	松杉纲	买麻藤纲
茎	不分支	分支	分支，具树脂道	次生木质部有导管
叶形	羽状复叶，顶生	叶扇形、先端 2 裂或波状缺刻，螺旋状散生或簇生	叶多为针形、钻形、刺形或鳞形	叶多为针形、钻形、刺形或鳞形
花	雌雄异株，孢子叶球顶生	雌雄异株，葇荑花序	孢子叶球单性，雌雄同株或异株	同左。颈卵器极其退化或无
精子鞭毛数	多数	多数	无	无
胚的子叶数	2	2	2～18	种子有假种被

第六节　被子植物

被子植物又可称为有花植物或雌蕊植物，与高等植物中不形成真花以及具有颈卵器的其他类群相区别，是现代植物界中最高级最繁茂和分布最广的一个类群。现存已知的被子植物约有20万种，我国约有3万种。被子植物能有如此众多的种类，其广泛的适应性，与它的结构复杂性、完善化分不开，特别是繁殖器官的结构和生理过程的特点，提供了它适应各种环境的内在条件，使它在生存竞争、自然选择的过程中，不断产生新的变异，产生新的物种。

一、被子植物的主要特征

1. 具有真正的花

典型被子植物的花由花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群四部分组成，各个部分称为花部。花萼和花冠的出现为增强传粉的效率，以达到异花传粉的目的创造了条件。被子植物花的各部分在进化过程中能够适应风媒、虫媒、鸟媒、兽媒或水媒等各种类型传粉的方式，从而使被子植物能适应各种不同的生活环境。

2. 具雌蕊，形成果实

雌蕊由心皮组成，它包括子房、花柱和柱头三部分。胚珠包藏在子房内，得到了子房的保护，避免了昆虫的咬噬和水分的丧失。子房在受精后发育成果实。果实具有不同的色、香、味，多种开裂方式；果实上常具有各种钩、刺、翅、毛。果实的所有这些特点，对于保护种子的成熟，帮助种子散布起着重要的作用。

3. 具双受精现象

当两个精子由花粉管送入胚囊后，1个与卵细胞结合形成合子，将来发育为$2n$的胚；另1个与2个极核结合形成受精极核，将来发育成$3n$的胚乳。

4. 孢子体进一步的发达和分化

被子植物的孢子体在生活史中占绝对优势，在形态、结构、生活型等方面，都比其他各类群更加完善化、多样化。从生活型来看，有水生、砂生、石生和盐碱生的植物；有自养的植物，也有附生、腐生和寄生的植物；有乔木、灌木、藤本植物，也有一年生、二年生、多年生的草本植物。在解剖构造上，输导组织的木质部中不仅有管胞而且具有导管，韧皮部具有筛管和伴胞，由于输导组织的完善，使体内的水分和营养物质运输畅通无阻，而且机械支持能力加强，就能够供应和支持总面积大得多的叶子，增强光合作用的效能。

5. 配子体进一步退化

被子植物的配子体达到了最简单的程度。小孢子即单核花粉粒发育成的雄配子体只有2个细胞，即管细胞和生殖细胞，少数植物在传粉前生殖细胞分裂一次，产生2个精子，所以这类植物的雄配子体为3核的花粉粒。大孢子发育为成熟的雌配子体称为胚囊（即8核胚囊），胚囊通常只有7个细胞：3个反足细胞、1个中央细胞（包括2个极核）、2个助细胞、1个卵细胞。颈卵器消失。可见，被子植物的雌、雄配子体均无独立生活能力，终生寄生在孢子体上，结构上比裸子植物更加简化。

正是由于被子植物具备了上述在适应陆生环境过程中形成的各种优越条件，被子植物在地球上才得到飞速的发展，成为植物界最繁茂的类群。

二、被子植物的分类原则和演化趋势

被子植物的分类，不仅要把几十万种植物安置在一亚门的位置上（纲、目、科、属、种），而且还要建立起一个分类系统，并在分类系统中反映出它们之间的亲缘关系。

根据被子植物的化石，最早出现的被子植物多为常绿、木本植物，以后地球上经历了干燥、冰川等几次大的反复，产生了一些落叶的、草本的类群，由此可以确认落叶、草本、叶形多样化、输导功能完善化等是次生的性状。再者根据花、果的演化趋势具有向着经济、高效的方向发展的特点，由此确认花被分化或退化、花序复杂化、子房下位等都是次生的性状。

基于目前大多数学者对植物形态特征演化趋势的认识，一般公认的被子植物的分类原则和演化趋向见表8-7。

表 8-7　被子植物形态构造的演化规律和分类原则

	初生的、原始的性状	次生的、较完整的形状
茎	1. 木本 2. 直立 3. 无导管只有管胞 4. 具环纹、螺纹导管	1. 草本 2. 缠绕 3. 有导管 4. 具网纹、孔纹导管
叶	5. 常绿 6. 单叶全缘 7. 互生(螺旋状排列)	5. 落叶 6. 叶形复杂化 7. 对生或轮生
花	8. 花单生 9. 无限花序 10. 两性花 11. 雌雄同株 12. 花部呈螺旋状排列 13. 花的各部多数而不固定 14. 花被同形,不分化为萼片和花瓣 15. 花部离生(离瓣花、离生雌蕊、离生心皮) 16. 整齐花 17. 子房上位 18. 花粉具单沟 19. 胚珠多数 20. 边缘胎座、中轴胎座	8. 花形成花序 9. 有限花序 10. 单性花 11. 雌雄异株 12. 花部呈轮状排列 13. 花的各部数目不多,有定数(3、4 或 5) 14. 花被分化为萼片和花瓣,或退化为单被或无被花 15. 花部合生(合瓣花、具各种形式结合的雄蕊、合生心皮) 16. 不整齐花 17. 子房下位 18. 花粉粒具 3 沟或多孔 19. 胚珠少数 20. 侧膜胎座
果实	21. 单果、聚合果 22. 真果	21. 聚花果 22. 假果
种子	23. 种子有发育的胚乳 24. 胚小,直伸,子叶 2	23. 无胚乳,种子萌发所需的营养物质贮藏在子叶中 24. 胚弯曲或卷曲,子叶 1
生活型	25. 多年生 26. 绿色自养植物	25. 一年生 26. 寄生、腐生植物

我们在应用被子植物的分类原则进行分类工作或分析一个分类群时,不能孤立地、片面地根据一两个性状,就给这个分类群下一个进化还是原始的结论。

三、被子植物分类的依据及系统

被子植物的分类依据正如第六章所述的有多种,常用的被子植物的分类依据有两种,主要是形态学依据。

(一)形态学依据

形态学依据是一种为肉眼所能观察到的性状。在植物的各种形态特征中,花果的形态特征要比根、茎、叶的形态特征重要。尤其是花的形态特征最为重要。因为花期短,受外界环境影响小,性状稳定。但是随着科学的发展,人们发现运用形态学特征并不能解决分类学上的一切问题,遇到种类繁多,分类比较困难的类群时,感到远远不足,尤其是在探讨植物类群的亲缘关系和演化地位的时候,因此必须运用新的仪器和手段,寻找更为可靠、更为全面的分类学性状,从而也使得分类学从单独依靠形态学资料扩展为涉及解剖学、胚胎学、细胞学、遗传学、分子生物学等多个学科的综合学科。

(二)超微结构和微形态学方面的依据

电子显微镜技术正在日益被人们应用到分类学领域。在被子植物中,采用透射电子显微镜技术研究最多的是植物的韧皮部或与韧皮部组织有关的组织的特征,如筛分子质体、P-蛋白质、核蛋白质晶体等。在微形态学领域,运用扫描电子显微镜技术研究表明,植物的表皮,包括根、茎、叶、花、果实、种子以及花粉的表

皮，在表皮细胞的排列、纹饰、角质层分泌物等方面都有极其多样的形态，为一些植物类群的研究提供了新的有价值的分类资料。

总之，凡是具有种间差异的特征都可以作为被子植物分类的依据。但是如果认为新的资料比形态学资料能提示出更为本质的性状而轻视传统的形态分类，那是错误的。随着植物学各分支学科的发展，将为分类学提供更为全面的资料，这样，人们才有可能借助于计算机进行能反映植物本身全面特征的合理的分类，并建立起一个反映亲缘关系的分类系统。

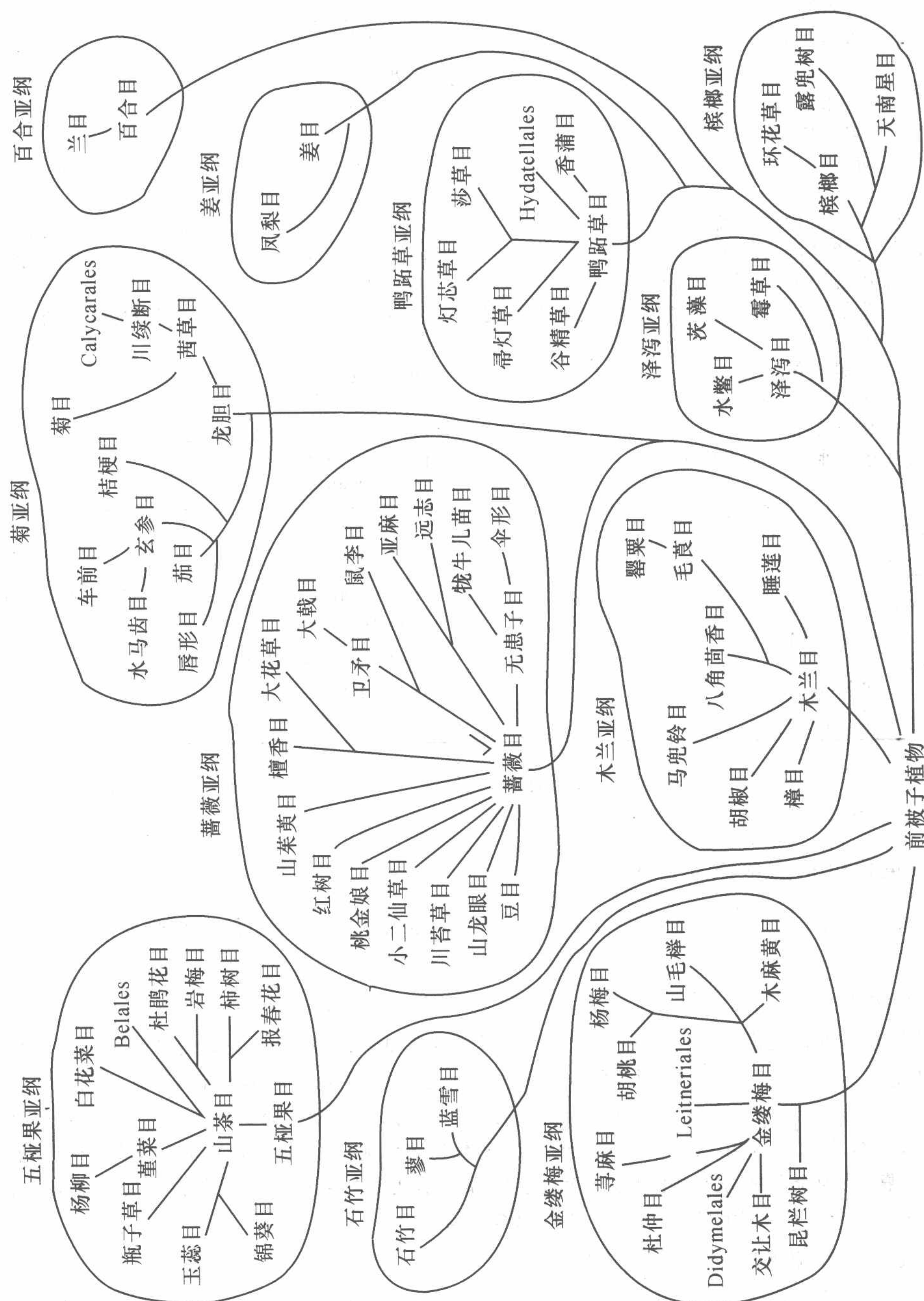


图8-54　克郎奎斯特被子植物亚纲和目的系统关系图（1981年）

（三）被子植物的系统

关于被子植物起源的问题，至今仍未找到被子植物的准确祖先类群，只有假设和推理，为此产生了“多元说”、“二元说”和“单元说”。但更多的人支持“单元说”，由于被子植物具有一些共同的而且是特有的性状：双受精、三倍体胚乳、具有柱头的雌蕊、果实，这些特征不可能起源两次或多次，只能起源一次，即只有一个共同的祖先。至于这个共同的祖先是谁，多数学者主张是裸子植物，并由此又产生了两个学派：主张被子植物来源于裸子植物的麻黄类，称为假花说；主张被子植物来源于裸子植物的本内苏铁，称为真花说。按照真花说，现代被子植物中木兰科被认为是最原始的，并且，美国学者克郎奎斯特于 1981 年发表的一书中，将被子植物的系统关系进行了总结，如图 8-54。

四、花程式、花图式和检索表

（一）花程式

花程式又称花公式，是用简单的符号来表示花的各部分特征，即花各部分的组成、数目、子房的位置和构成。其符号主要有：

⚥……两性花（通常可不用）　K……花萼　（　）……连合

♂……雄花　C……花冠　∞……多而无定数

♀……雌花　A……雄蕊群　+……某部不止一轮

↑……不整齐花（左右对称）　$\underline{G}$……雌蕊群的子房上位　’……或

*……整齐花（辐射对称）　$\overline{\underline{G}}$……子房中位　:……心皮、心室和胚珠数目之间的分隔记号

P……花被（无花萼和花冠的分化）　$\overline{G}$……子房下位　—……数字变化范围

示例：

1. 大豆的花程式为：⚥ ↑ $K_{(5)}C_5A_{(9)+1}\underline{G}_{1:1:\infty}$。花程式表示的意义：两性花；两侧对称；萼片合生，5 裂；花瓣 5，离生；雄蕊 10 枚，9 枚合生，1 枚分离；子房上位，由 1 心皮组成，1 室，胚珠多数。

2. 苹果的花程式为：⚥ * $K_5C_5A_\infty\overline{G}_{(5:5:2)}$。花程式表示的意义：两性花；辐射对称；萼片 5，离生；花瓣 5，离生；雄蕊多数，离生；子房下位，由 5 心皮组成，5 室，每室 2 胚珠。

（二）花图式

花图式是用图解的方式表示花的横剖面简图，借以说明花各部分数目、排列位置、离合情况、排列情况和胎座类型。实际上，花图式就是花的各部分在垂直花轴的平面上的投影。

在绘制花图式时，花轴或花序轴以一个黑点来表示，这是绘制花图式的定位点。花部的远轴部和近轴部以及子房横切面的角度都以此来定。苞片以有一突起的新月形弧线表示，花轴对方的一片为苞片，两侧的两片为小苞片。花的各部分应绘在花轴和苞片之间，花萼以具突起的和具短线的新月形弧线表示，花冠以实心的新月形弧线表示；如果花萼、花冠都是离生的，各弧线彼此分离，如为基部合生，则以虚线连接各弧线，如果萼片、花瓣有距时，则以弧线延长表示，如果萼片、花瓣以及苞片应有未有，则用虚的弧线表示，此外还要注意萼片、花瓣的排列方式以及它们之间的相对位置关系。雄蕊以花药的横切面表示，绘制时应表现出排列方式和轮数，联合或分离，花药为内向或外向开裂，以及与花瓣之间的相互关系，如雄蕊退化，则以星号“*”表示。雌蕊以子房的横切面表示，应表示出心皮的数目、心皮离生还是合生，子房的室数，胚珠的类型以及胚珠着生的位置等（图 8-55）。

（三）检索表

检索表是用来鉴定植物、认识植物种类的工具。它是通过一系列的从两个相互对立的性状中选择一个相符的、放弃一个不符的方法，达到鉴定的目的。

1. 检索表的编制　目前广泛采用的检索表有两种，即：定距检索表和平行检索表。

（1）定距检索表　相对立的特征编为同样的号码，并且在左边同样的地方开始，每组性状编排时，向右退一格。以水稻、玉米、大豆、白菜、番茄、西瓜、桃等七种植物编制检索表如下：

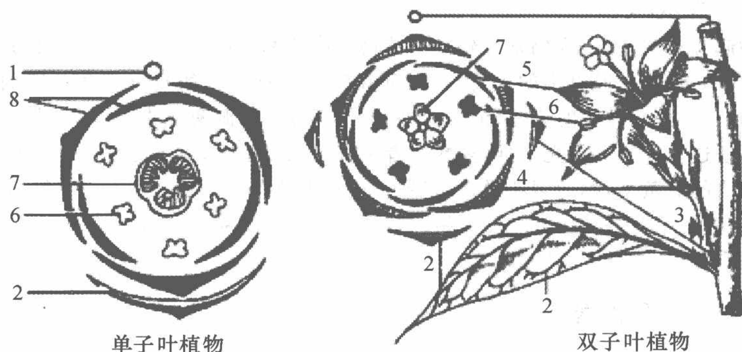


图 8-55 花图式

1. 花轴 2. 苞片 3. 小苞片 4. 萼片 5. 花瓣 6. 雄蕊 7. 雌蕊 8. 花被

1.平行叶脉

2.雌雄同花,茎有发达的髓腔 …………………………………………………… 水稻

2.雌雄异花但同株,茎中无髓腔 ………………………………………………… 玉米

1.网状叶脉

3.干果

4.十字花冠,四强雄蕊,角果 ………………………………………………… 白菜

4.蝶形花冠,二体雄蕊,荚果 ………………………………………………… 大豆

3.肉质果

5.雌雄同花,茎直立

6.雄蕊五枚离生,浆果 ………………………………………………… 番茄

6.雄蕊多数,核果 ………………………………………………………… 桃

5.雌雄异花但同株,瓠果,匍匐茎 ………………………………………… 西瓜

(2)平行检索表 其特点是左边的字码平头写,故可以节约篇幅,尤其是在种类多的时候如此,仍以上例说明:

1. 平行叶脉 ……………………………………………………………………… 2

1.网状叶脉 ……………………………………………………………………… 3

2.雌雄同花,茎有发达的髓腔 ………………………………………………… 水稻

2.雌雄异花但同株,茎中无髓腔 ……………………………………………… 玉米

3.干果 …………………………………………………………………………… 4

3.肉质果 ………………………………………………………………………… 5

4.十字花冠,四强雄蕊,角果 ………………………………………………… 白菜

4.蝶形花冠,二体雄蕊,荚果 ………………………………………………… 大豆

5.雌雄同花,茎直立 ……………………………………………………………… 6

5.雌雄异花但同株,瓠果,匍匐茎 …………………………………………… 西瓜

6.雄蕊五枚离生,浆果 ………………………………………………………… 番茄

6.雄蕊多数,核果 ……………………………………………………………… 桃

从上面的例子可以看出,两种检索表所采用的特征是相同的,不同之处在于编排的方式上。目前采用最多的还是定距检索表。

2.编制检索表时需要注意的几个问题

(1)检索表中包含多少个被检对象,完全是人为地编辑在一起的,可以按某一地区、某一类群或某种用途进行编辑。

(2)认真观察和记录植物的特征,并列出特征比较表,以便找出各类植物之间最突出的区别。

(3)在选用区别特征时,最好选用相反的或易于区分的特征。千万不能采用似是而非或不肯定的特征。

采用的特征要明显，最好选用仅用肉眼或手持放大镜就能看到的特征。

(4)有时，同一种植物，由于生长的环境不同，既有乔木，也有灌木，遇到这种情况时，在乔木和灌木的各项中都可以编进去，这样就可以保证查到。

(5)检索表的编排号码，只能用 2 个相同的，不能用 3 项以上。

(6)为了验证你编制的检索表是否适用，还需要到实践中验证。

3. 在使用检索表时的注意事项

(1)对植物的各部分特征，特别是花的各部分构造，要做细致的解剖观察。因此，要鉴定的标本一定要完整，尤其是要有花、果。

(2)要根据植物的特征从头按次序逐项往下查，决不能跳过一项去查下一项，因为这样极易发生错误。

(3)要全面核对两项相对性状，如果第一项性状看上去已符合手头的标本，也应继续读完相对的另一项性状，因为有时后者更合适。

(4)在核对了两项性状后仍不能做出选择时，或手头的标本上缺少检索表中要求的特征时，可分别从两方面检索，然后从所获的两个结果中，通过核对两个种的描述或图作出判断。

(5)根据检索的结果，对照植物标本的形态特征是否和植物志或图鉴上的描述及图一致，如果全部符合，证明鉴定的结论是正确的；否则还需重新研究，直到完全正确为止。

五、被子植物的分类和常见科属代表

被子植物分为两个纲，即双子叶植物纲（又称木兰纲）和单子叶植物纲（又称百合纲），它们的主要区别如表 8-8。

表 8-8　双子叶植物纲和单子叶植物纲的主要区别

双子叶植物纲（木兰纲）	单子叶植物纲（百合纲）
胚常具 2 片子叶（极少 1、3 或 4）	胚内仅含 1 片子叶（或有时胚不分化）
主根发达，多为直根系	主根不发达，常形成须根系
茎内维管束常呈环状排列，具形成层	茎内维管束散生，无形成层
叶常具网状脉	叶常具平行脉
花部常 5 或 4 基数，极少 3 基数	花部常 3 基数，极少 4 基数，绝无 5 基数
花粉常具 3 个萌发孔	花粉常具单个萌发孔

但是，这些区别点只是相对的、综合的，实际上有交错现象：在双子叶植物如睡莲科、毛茛科、小檗科、罂粟科、胡椒科、伞形科、报春花科中有 1 片子叶现象；双子叶植物，尤其在毛茛科、车前科、茜草科、菊科等科中有具须根系的植物；在毛茛科、睡莲科、石竹科等双子叶植物科中有星散维管束，而有些单子叶植物的幼苗期也有环状排列的维管束，并有初生形成层；在单子叶植物的天南星科、百合科等科中也有网状叶脉的，而双子叶植物如伞形科的柴胡属、含羞草科中的一些植物具有平行叶脉；双子叶植物的樟科、木兰科、小檗科、毛茛科有 3 基数的花，单子叶植物的眼子菜科、百合科有 4 基数的花。

从进化的角度看，单子叶植物的须根系、缺乏形成层、平行脉等性状，都是次生的，但它的单萌发孔花粉却保留了比大多数双子叶植物还要原始的特点。在原始的双子叶植物中，也具有单萌发孔的花粉粒，这也给单子叶植物起源于双子叶植物提供了依据。

(一)双子叶植物纲

根据克郎奎斯特系统，双子叶植物纲分为 6 个亚纲，64 目，318 科，约 165000 种。现选择其中 20 个科加以介绍。

1. 木兰科（图 8-56）

(1)主要特征　木本。单叶互生，全缘，稀分裂（鹅掌楸属）；托叶大，包被顶芽，早落，在节上留下环状托叶痕。花：$* P_{3+3-3+3+3+3+3} A_{\infty} \underline{G}_{\infty:1}$；花大，单生，常两性，虫媒，花被花瓣状；花托柱状；雄蕊与雌蕊均多数，离生，螺旋状排列于柱状的花托上；花丝短，花药长；子房上位，心皮多数，离生，螺旋排列于花托上部。聚合蓇葖果，稀为具翅坚果（鹅掌楸属）。种子大，胚小，胚乳丰富；成熟后常悬挂于一细丝（珠柄内导管的螺纹展开形成）上，伸出果外。

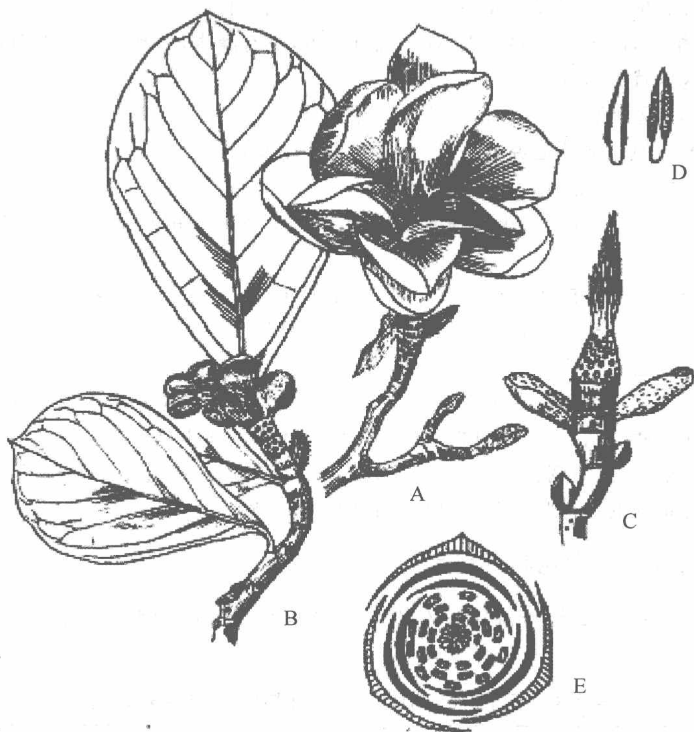


图 8-56　玉兰

A. 花枝　B. 果枝　C. 雌蕊群　D. 雄蕊(背、腹面)　E. 木兰科花图式

(2)常见物种　木兰、玉兰、鹅掌楸、含笑等。

(3)木兰科植物具有比较原始的特点　木本，单叶，全缘，羽状脉；花辐射对称，单生，花托柱状；雌、雄蕊多数，离生，螺旋排列；花被数目多，分化不明显；花药长，花丝短；聚合蓇葖果；胚小，胚乳丰富等。本科是被子植物中最原始的一个科。

2. 樟科(图 8-57)



图 8-57　樟科花图式

木本。叶和树皮含有油细胞，含香樟气味。单叶革质，互生，全缘，背面常有灰白色粉，无托叶。花：* $P_{3-2+3-2}A_{3+3+3+3}\underline{G}_{(3:1)}$；圆锥花序、总状花序或头状花序；花两性，少单性，整齐；花各部轮生，3 基数；花被 6～4，同形，排成 2 轮；雄蕊 3～12 枚，常 9 枚，3～4 轮，常每轮 3 枚，花药瓣裂；子房上位，心皮 3，花柱单生，柱头 2 或 3 裂。核果。常见种类有樟树，山胡椒，紫楠等。

3. 毛茛科(图 8-58)

(1)主要特征　一般草本，稀草质藤本(铁线莲属)。叶基生、互生，稀对生(铁线莲属)，分裂或为 1 至多回羽状复叶，无托叶，或托叶附生于柄上；全株常含各种生物碱，根部尤多，有毒，可供药用。花：*，↑$K_{3-\infty}C_{3-\infty,0}A_{\infty}\underline{G}_{\infty:1}$；花两性，少单性；多辐射对称，少两侧对称；萼片 5，稀多数或较少，绿色，花瓣状；花瓣 5，稀

多数或较少，或缺；雄蕊和雌蕊多数，离生，螺旋状排列于膨大的花托上。聚合瘦果或聚合蓇葖果，少浆果。种子有胚乳。



图 8-58　毛茛和乌头

A—G. 毛茛(A. 植株　B. 花纵剖　C. 花瓣　D. 雄蕊　E. 子房纵剖　F. 聚合瘦果　G. 瘦果)　H. 毛茛属花图式　I—L. 乌头(I. 花果枝　J. 块根　K. 花瓣特化的蜜腺叶　L. 雄蕊)　M. 乌头属花图式



图 8-59　莲

A. 叶　B. 花　C. 莲蓬　D. 果实和种子　E. 雄蕊　F. 藕

(2)代表属　毛茛属，$* K_5 C_5 A_\infty \underline{G}_{\infty:1}$，花瓣黄色，基部有 1 蜜腺穴，为毛茛科中较原始的虫媒花类型。

(3)常见物种　毛茛、乌头、牡丹、黄莲、白头翁等。

(4)系统地位　毛茛科属毛茛目，毛茛目具离生的心皮，和木兰目有着明显的亲缘关系，是被子植物中最原始的草本类群。有些分类学家认为单子叶植物起源于毛茛目。

毛茛科是草本植物中原始的类群，但是，有些种类有两侧对称的花，花瓣退化，心皮数目减至 3 或 1，说明它比木兰科进化。

4. 莲科(图 8-59)

直立水生草本，有乳汁。根状茎平伸于土壤中，粗大。叶盾状，近圆形，常高出水面。花：$* K_{4-5} C_\infty A_\infty \underline{G}_\infty$；花大，单生，花柄常高于叶；花被 22～30，螺旋状着生，外面 4 片绿色，花萼状，较小，向内渐大，花瓣状；雄蕊多数，螺旋状着生；心皮多数，常 12～40。果皮革质，平滑，果实埋于海绵质的花托内。这种花托称为莲蓬。常见物种有莲，又称荷，坚果(莲子)，其子叶称莲心。藕、莲子供食用。莲科和睡莲科同属于睡莲目。

5. 桑科(图 8-60)

木本，常有乳汁。单叶互生，托叶明显但早落。花：$♂ * K_{4-6} C_0 A_{4-6}$ 和 $♀ * K_{4-6} C_0 \underline{G}_{(2:1)}$；花小、单性，雌雄同株或异株；聚伞花序常集成头状、穗状、圆锥状花序或隐于密闭的总花托中而成隐头花序；单被花，4 基数。坚果、核果集合为各式聚花果。常见物种有桑、无花果、薜荔、榕树、菩提树、印度橡胶树、菠萝蜜等。

6. 壳斗科(山毛榉科)(图 8-61)

常绿或落叶乔木，稀灌木。单叶互生，革质，全缘或有裂，托叶早落。花和花序：$♂ * K_{(4-8)} C_0 A_{4-20}$ 和 $♀ * K_{(4-8)} C_0 \overline{G}_{(3-6;3-6;2)}$；花单性，雌雄同株；雄花多排成葇荑花序，花萼 4～7 裂，无花瓣，雄蕊 4 至多数；雌花单生或簇生，1～3 朵生于总苞内，花萼 4～7 裂，无花瓣，花柱 3 或 6，子房下位、3 或 6 室，但一个子房只有一个胚珠

发育成种子，中央特立胎座或基生胎座。坚果半包或全包于壳斗（由总苞发育而成）内；壳斗外有鳞片或刺，为壳斗科特有。种子无胚乳，子叶肥厚。常见物种有水青冈（山毛榉）、板栗、苦槠、甜槠、刺栲、栓皮栎等。



图 8-60　桑

A. 雄花枝　B. 雌花枝　C. 雄花　D. 雌花　E. 叶



图 8-61　板栗

A. 果枝　B. 雄花枝　C. 雄花　D. 雌花　E. 坚果　F. 叶背面一部分，示星状毛

7. 石竹科（图 8-62）

草本，节膨大。单叶对生，托叶干膜质或缺。花：$* K_{4-5,(4-5)} C_{4-5} A_{5-10} \underline{G}_{(5-2:1)}$；聚伞花序或单生；花两性，整齐；花萼分离或联合成筒状，4 或 5 裂，具膜质边缘；花瓣与萼片同数，常有爪；雄蕊 2 轮，5～10 枚，或 1 轮，3～5 枚，为花瓣的 2 倍；子房上位，1 室，花柱离生或连合，特立中央胎座或基生胎座。蒴果，顶端齿裂或瓣裂，很少为浆果。常见物种有石竹，康乃馨（香石竹），繁缕等。

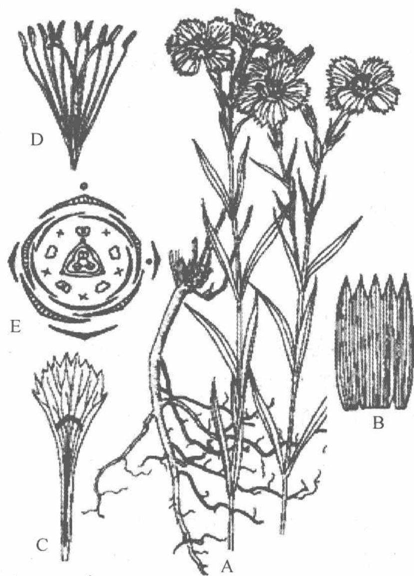


图 8-62　石竹

A. 植物全形　B. 花萼　C. 花瓣

D. 雄蕊、雌蕊及子房柄

E. 繁缕属的花图式

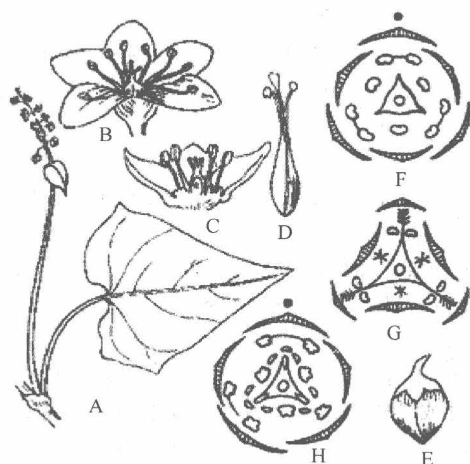


图 8-63　荞麦

A. 花枝的一部分　B. 花　C. 花的纵切

D. 雌蕊　E. 瘦果　F. 大黄属花图式

G. 酸模属花图式　H. 蓼属花图式

8. 蓼科(图 8-63)

草本，灌木或藤本，茎节常膨大。单叶互生，稀对生，全缘；托叶膜质，鞘状包茎，称托叶鞘。花：$* K_{3-6} C_0 A_{6-9} \underline{G}_{(2-4:1)}$；花两性，少单性，整齐；花同被或异被，花萼花瓣状；花被 6～3，或 5，覆瓦状排列，结实时常增大为膜质；雄蕊常 6～3 或 9；子房上位，3 心皮合生 1 室；花柱 2～4，常分离；胚珠 1，基生。坚果或瘦果，三棱形或凸镜形，部分或全体包于宿存的花被内。种子具有丰富的胚乳。常见物种有红蓼，水蓼(辣蓼)，大黄，羊蹄，荞麦等。

9. 锦葵科(图 8-64)

草本、灌木或乔木，韧皮纤维发达。单叶互生，常具掌状脉，托叶多早落。花：$* K_{5,(5)} C_5 A_{(\infty)}, \underline{G}_{(3-\infty:3-\infty)}$；花两性，多单生，辐射对称；花萼外常有副萼，萼 3～5 裂；花瓣 5，旋转状排列，基部与雄蕊管(花丝连合而成)连生；单体雄蕊，花药 1 室，肾形，花粉粒大，具刺；子房上位，多心皮多心室，中轴胎座。蒴果(如棉属)或分果(果实成熟后，心皮分离，如棉)。常见物种有陆地棉、木槿、木芙蓉等。

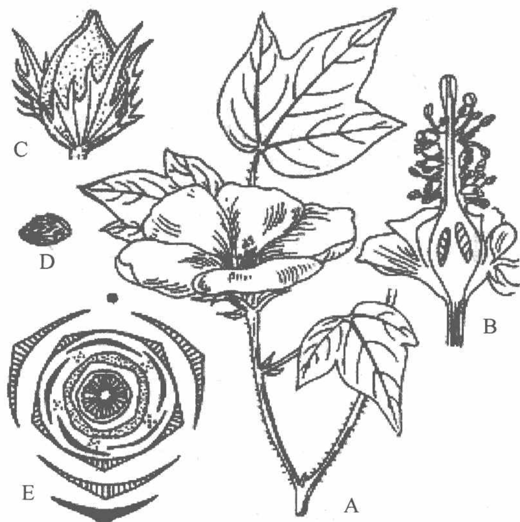


图 8-64　锦葵科花图式(E)和棉属

A. 花枝　B. 花的纵切　C. 蒴果

D. 去绒的种子

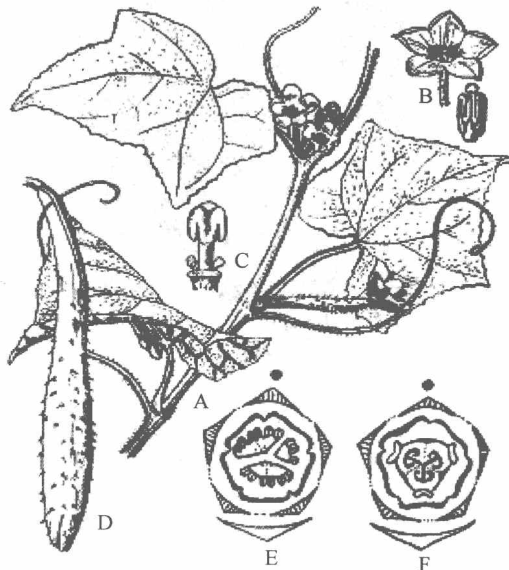


图 8-65　黄瓜

A. 花枝　B. 雄花及雄蕊

C. 雌蕊的柱头及花柱　D. 果实

E. 葫芦科雄花花图式　F. 葫芦科雌花花图式

10. 葫芦科(图 8-65)

(1)主要特征　草质藤本，有茎卷须，茎有棱，具双韧维管束。单叶互生，掌状分裂，叶卷须侧生；稀复叶。花：$♂ * K_{(5)} C_{(5),5} A_{[1(2)(2)],1(2)(2)}$ 和 $♀ : * K_{(5)} C_{(5),5} \overline{G}_{(3:1:\infty)}$；花单性，雌雄同株或异株；花单生，或成总状或圆锥花序；花萼管状，5 裂；花瓣合生，5 裂，稀离瓣，黄色或白色；雄蕊三体，花药弯曲呈"S"形而聚合或为三体；子房下位，3 心皮合生，3 个侧膜胎座。瓠果，稀蒴果。

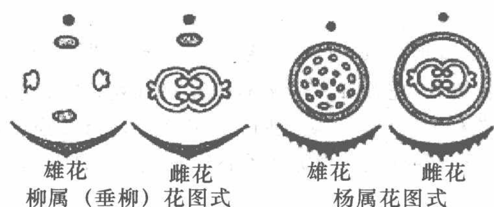
(2)代表植物

①南瓜　一年生蔓生草本。花雌雄同株，单生，黄色，$♂ : * K_{(5)} C_{(5)} A_{[1(2)(2)]}$；$♀ : * K_{(5)} C_{(5)} \overline{G}_{[3:1:\infty]}$。

②黄瓜　一年生蔓生或攀援草本。雌雄同株，$♂ * K_{(5)} C_{(5)} A_{1(2)(2)}$，$♀ * K_{(5)} C_{(5)} \overline{G}_{(3:1:\infty)}$；子房有刺状凸起。此外还有西瓜、冬瓜等各种瓜类(但木瓜除外)。

11. 杨柳科(图 8-66)

木本。单叶互生，有托叶。花：$♂ * K_0 C_0 A_{2-\infty}$；$♀ * K_0 C_0 \underline{G}_{(2:1)}$；花单生，雌雄异株，稀同株；葇荑花序，常先叶开放；每花托有 1 膜质苞片；无花被，具有由花被退化而来的花盘或密腺；雄蕊 2 至多数；2 心皮 1 心室，侧膜胎座，胚珠多数，倒生。蒴果。种子小，基部有长毛。常见物种有杨属的毛白杨、银白杨和小叶杨等，柳属的垂柳、旱柳(柳、河柳)和紫柳等。



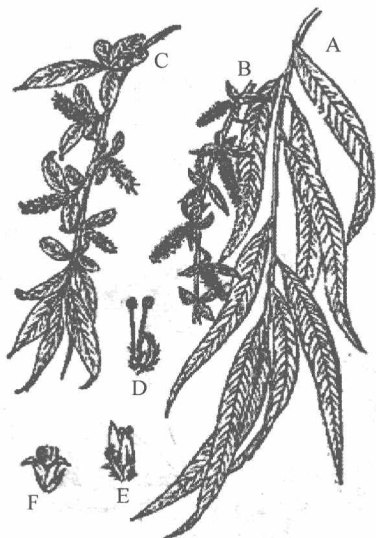


图 8-66　垂柳

A. 枝　B. 雄花枝　C. 果枝　D. 雄花　E. 雌花　F. 蒴果

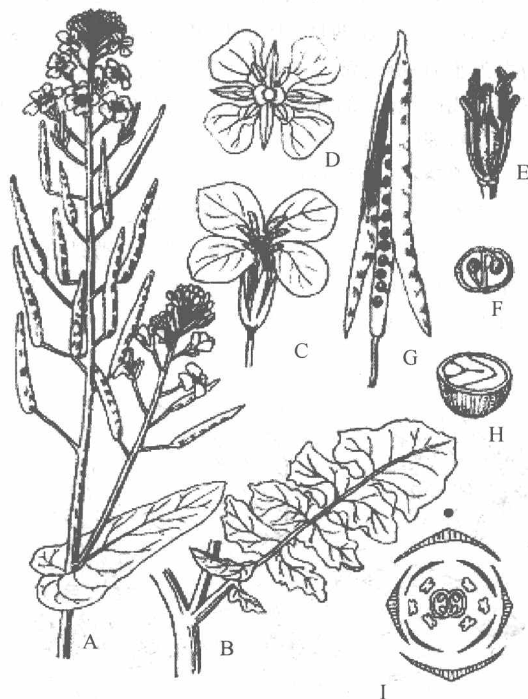


图 8-67　油菜

A. 花果枝　B. 中下部叶　C. 花　D. 花俯视观　E. 雄蕊和雌蕊　F. 子房横切面观　G. 开裂的角果　H. 种子横切，示子叶对折　I. 芸苔属花图式

12. 十字花科（图 8-67）

（1）主要特征　草本。单叶，基生叶常呈莲座状，茎生叶互生，无托叶。花：$* K_{2+2} C_{2+2} A_{2+4} \underline{G}_{(2:1)}$；总状花序；萼片 4 排成二轮；花瓣 4 排成二轮，呈十字形排列，即十字花冠；四强雄蕊；蜜腺生于花托上，常与萼片对生；子房上位，2 心皮合生，1 室，被假隔膜分为假 2 室，横切面有 2 个侧膜胎座。角果（长角果和短角果）。种子无胚乳，胚弯曲。

（2）代表植物

①油菜　一年生或二年生。基生叶大头羽状分裂；茎生叶基部心形，抱茎，羽状半裂或不裂。花黄色，蜜腺 4，绿色。长角果。为重要油料作物、蜜源植物和蔬菜。

②荠菜　一年生或二年生。基生叶大头羽状分裂；茎生叶常抱茎。早春开花，花小，白色。短角果倒三角形或倒心形，有极短的花柱宿存。为野生蔬菜，全草入药。此外，常见的还有青菜、大白菜、芥菜、萝卜等。

13. 蔷薇科（图 8-68）

（1）主要特征　木本或草本。常有刺，单叶或复叶，常互生，成对托叶常附生于叶柄上，或无托叶。花：$* K_{5,(5)} C_5 A_{\infty} \underline{G}_{\infty-1}, \overline{G}_{(5-2:5-2)}$；花两性；辐射对称；花托凹陷成杯状或凸隆起；萼片 5，离生；花瓣 5，离生，少有无花瓣；花被与雄蕊基部常愈合，形成萼筒（又称花筒）（有人把萼筒看成是花托的延伸和花被、雄蕊基部共同构成的结构，故又称之为花托筒），花被和雄蕊看上去从花筒上面长出；雄蕊多数，离生；子房上位花周位，或子房下位花上位；心皮多数至 1 个，离生或合生。果实种类多，蓇葖果、瘦果、核果、梨果，少蒴果。

（2）蔷薇科分亚科检索表

1. 子房上位；周位花

　2. 心皮 2 或多数，离生，少合生

	花纵剖	花图式	果实
绣线菊亚科		1 2 3 4 5 6 7	
蔷薇亚科		2 3 4 5 6	
苹果亚科		1 2 3 4 5 6 7	
李亚科		1 2 3 8 4 5 6 7	

图 8-68 蔷薇科 4 亚科比较图

1. 花序轴 2. 花萼 3. 花冠 4. 雌蕊群 5. 萼筒 6. 雄蕊群 7. 苞片 8. 苞片(已退化)

3. 常无托叶;心皮常 5,稀 12—1,离生或基部稍合生;聚合蓇葖果 ………………………………………… 绣线菊亚科

3. 托叶发达;心皮常多数;聚合瘦果或聚合核果 ………………………… 蔷薇亚科

2. 心皮 1,核果 ………………………………………………………… 李(梅)亚科

1. 子房下位(稀半下位),上位花(稀周位花);梨果 ……………………… 苹果亚科

(3)各亚科特征及代表种

①绣线菊亚科　灌木，常无托叶。⚥ ＊ $K_{5,(5)}C_5A_{\infty}\underline{G}_{5:1}$；花筒浅杯状，周位花。聚合蓇葖果。麻叶绣线菊，单叶，花白色，伞房花序。珍珠梅，奇数羽状复叶，圆锥花序顶生。

②蔷薇亚科　灌木或草本，托叶发达。⚥ ＊ $K_{5,(5)}C_{(5)}A_{\infty}\underline{G}_{\infty:1}$。周位花，花托凹或凸。聚合瘦果或聚合核果。如草莓、蛇莓、月季、玫瑰等。

③苹果亚科　木本，有托叶。⚥ ＊ $K_{5,(5)}C_5A_{\infty}\overline{G}_{(5-2:5-2)}$，花筒杯状，子房下位，上位花，稀半下位，周位花，心皮稀 2～5。梨果。如苹果、梨、枇杷、山楂、木瓜等。

④李（梅）亚科　木本，单叶，托叶小，早落。⚥ ＊ $K_{5,(5)}C_5A_{\infty}\underline{G}_{1:1}$，花筒杯状，周位花。核果。如李、桃、梅、杏等。

14. 景天科（图 8-69）

草本或半灌木。叶肉质对生、互生或轮生，单叶，无托叶。花：＊ $K_{4-5}C_{4-5}A_{4-5+4-5}\underline{G}_{4-5}$。常聚伞花序。花整齐，两性，基数 4～5；子房上位，心皮分离或基部结合，每心皮基部往往有鳞状腺体。果实为革质及膜质的蓇葖。种子小、有胚乳。本科为旱生类型。常见的有垂盆草，佛甲草，落地生根等。

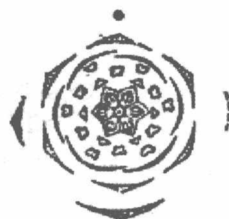


图 8-69　景天科花图式

15. 豆科（图 8-70）

(1)主要特征　木本或草本，常有根瘤。叶互生，复叶，少单叶，有托叶，叶枕发达（叶柄基部特别膨大的部分，内含柔膜细胞。叶受刺激时，柔膜细胞内膨压变化，导致叶运动）。花：花序多种，花两性，多两侧对称，少辐射对称，5 基数；花冠多蝶形；雄蕊多为 10 枚，多为二体，少有全离生或合生；雌蕊 1 心皮，子房上位，边缘胎座。荚果。种子无胚乳，子叶发达。

(2)各亚科特征（图 8-70）

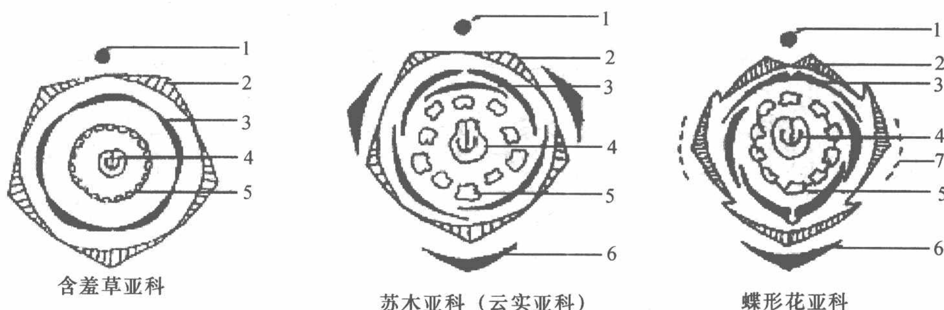


图 8-70　豆科花图式

1. 花序轴　2. 花萼　3. 花冠　4. 雌蕊　5. 雄蕊群　6. 苞片　7. 苞片（已退化）

①含羞草亚科　木本，稀草本。叶常为二回羽状复叶。⚥ ＊ $K_5C_{5,(5)}A_{\infty}\underline{G}_{1:1}$；花辐射对称，花瓣或花冠裂片镊合状排列；雄蕊多数。含羞草，花序头状；其花基数为 4，不同于本科其他种，＊ $K_{(4)}C_{(4)}A_4\underline{G}_{1:1}$；荚果成熟时分节脱落。常见的还有合欢。

②苏木亚科　又称云实亚料。木本，一至二回羽状复叶，稀单叶。⚥ ↑ $K_{(5)}C_5A_{10}\underline{G}_{1:1}$；花冠假蝶形，两侧对称，花瓣常成上升覆瓦状排列，即最上方的 1 花瓣最小，位于最内方；雄蕊 10，常离生。紫荆，乔木，栽培后常为灌木。花 4～10 朵簇生于老枝上，先叶开放。常见的还有苏木、皂荚等。

③蝶形花亚科　木本或草本，叶为羽状复叶或三出复叶，稀单叶。⚥ ↑ $K_{(5)}C_5A_{(9)1,(5)(5),(10),10}\underline{G}_{1:1}$；蝶形花冠，花瓣下降覆瓦状排列，即最上方 1 片为旗瓣，位于最外方；二体雄蕊，稀单体雄蕊或雄蕊离生。常见的有大豆、豌豆、扁豆、紫云英、花生、刺槐等。

16. 芸香科（图 8-71）

(1)主要特征　木本，木质藤本，稀草本，全体含挥发油。叶互生，稀对生，多为复叶（羽状复叶或单身复叶），常有透明油腺点，无托叶。花：＊ $K_{5-4,(5-4)}C_{5-4}A_{10-8,\infty}\underline{G}_{(2-\infty:2-\infty)}$；花两性，稀单性，辐射对称；萼片 5～4，离生或基部合生；花瓣 5～4，离生；雄蕊 10～8，少多数，常排 2 轮，外轮对瓣；花盘发达，生于雄蕊内

侧，称雄蕊内花盘；心皮若干，合生，少离生，子房上位，中轴胎座，5～4 室或更多。柑果、蒴果、核果、蓇葖果或分果。

(2)代表属和种

①柑橘属 常绿乔木或灌木，有刺。⚥ * $K_5C_5A_{15-\infty}\underline{G}_{(\infty-15:8-15)}$。单身复叶，叶革质，总叶柄具翅。柑果。本属约 20 种；我国有 10 种，是本属最大的分布中心。常见的有：柚、橘、橙、柠檬等。

②花椒属 木本，常有皮刺。奇数羽状复叶。♂：* $P_{3-8}A_{3-8}$；♀：$P_{3-8}\underline{G}_{(6-1)}$。花小，单性，稀两性，心皮通常有明显的柄。果为分果，每成熟心皮 2 裂。

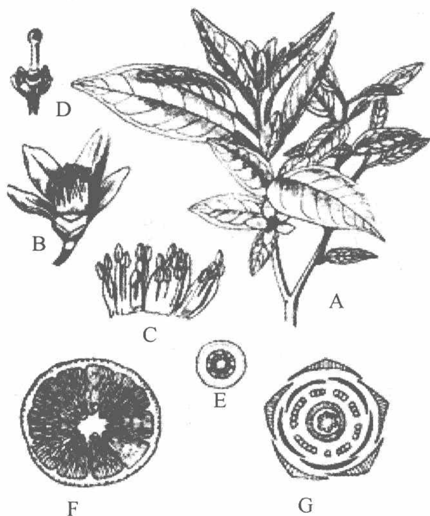


图 8-71 柑橘

A. 花枝 B. 花 C. 雄蕊
D. 花萼和雌蕊 E. 子房横切
F. 果实横切 G. 花图式

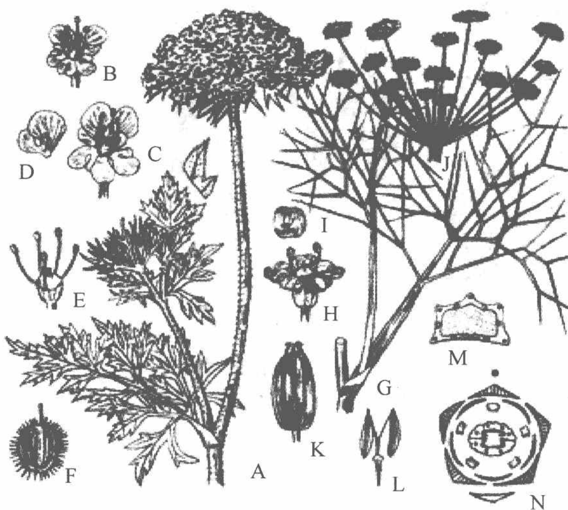


图 8-72 胡萝卜和茴香

A—F. 胡萝卜(A. 花枝 B. 着生在伞形花序中心的花 C. 着生在伞形花序周边上的花，示花瓣不等大 D. 花瓣 E. 去花瓣后的雄蕊和雌蕊 F. 果实)
G—M. 茴香(G. 茎上部叶 H. 花 I. 花瓣 J. 果序 K,L. 果实 M. 分果横切面 N. 伞形科花图式)

17. 伞形科(图 8-72)

草本，有芳香味，茎有棱，中空。叶互生，常为复叶，叶柄基部膨大成鞘状。花：* $K_5C_5A_5\overline{G}_{(2:2:1)}$；典型的复伞状花序，有总苞；花小，多两性，辐射对称；花萼与子房合生，5 个裂齿有时不明显；花瓣 5，雄蕊 5，雄蕊与花瓣互生；心皮 2，花柱 2，子房下位，2 室，每室 1 胚珠，中轴胎座。双悬果。种子中的胚小，胚乳发达。常见物种有胡萝卜，茴香，芹菜等。

18. 茄科(图 8-73)

草本或灌木，少乔木，具双韧维管束。叶互生，单叶或羽状复叶，无托叶。花：* ↑ $K_{4-6}C_{(5)}A_5\underline{G}_{(2:2:\infty)}$；花单生或为聚伞花序；花序常生于叶腋之外(因花序轴与茎合生)；花两性，整齐，少两侧对称，5 基数；花萼 4～6裂，宿存(指到果实成熟时还不脱落)，常果期增大；花冠合瓣 5 裂，少 4 或 6 裂；雄蕊与花冠裂片同数而互生，着生于花冠筒上，药 2 室；具花盘；子房上位，2 室，稀为假隔膜隔成 3～5 室，胚珠多数。浆果或蒴果。种子有胚乳。常见物种有茄、马铃薯、番茄、辣椒、宁夏枸杞、烟草、龙葵。

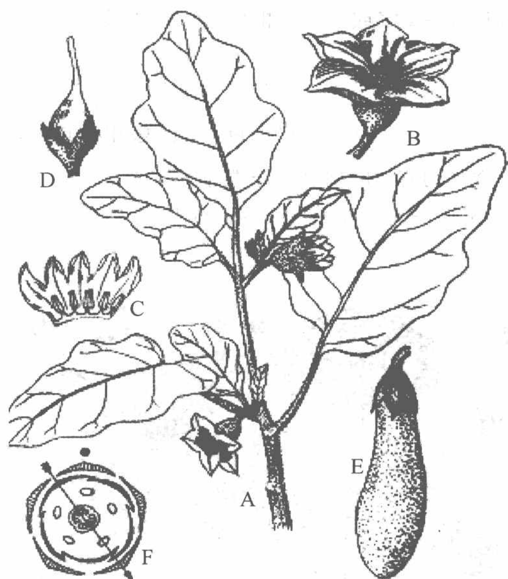


图 8-73　茄

A. 花枝　B. 花　C. 花冠及雄蕊　D. 花萼及雌蕊　E. 果实　F. 花图式

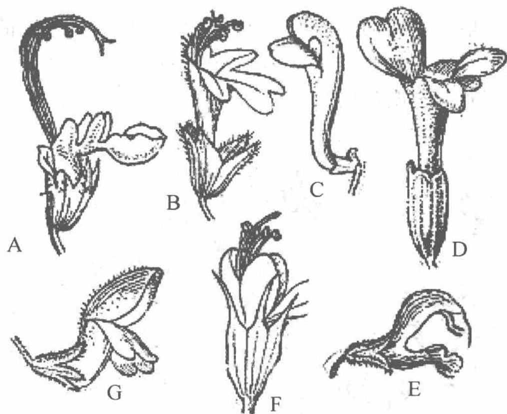


图 8-74　唇形科花被类型图

A. 单唇形花冠　B. 夏枯草的花，示假单唇形花冠　C. 黄芩的花，示二唇形花冠　D. 熏衣草的花，示 1/4 式花萼　F. 留兰示近整齐的花冠　E. 丹参的花，示二唇形花冠　G. 4/1 式二唇形

18. 唇形科(图 8-74、75)

(1)主要特征　草本，全体含挥发性油，有芳香性，茎四棱。叶对生，少轮生；多单叶，无托叶。花：$\uparrow K_{(5)} C_{(4-5)} A_{4,2} \underline{G}_{(2:4:1)}$；轮伞花序(一种特殊的二歧聚伞花序)，有时进一步排成穗状，有时也简化成单花或 2 花并生，花两性，整齐；花萼宿存，5 裂，2 唇形：上唇 3 裂，下唇 2 裂；花冠唇形，上唇 2 裂，少 3 或 4 裂，下唇 3 裂，少 1 或 2 裂；稀单唇形；花冠筒常有毛环；雄蕊 4 枚，2 强，稀 2 枚，着生于花冠筒上；肉质花盘下位；子房上位，心皮 2，合生，四分子房(子房深裂为 4 室)，每室 1 胚珠；花柱基生(生于子房裂隙的基部)，多有 2 尖裂。坚果，种子胚乳少。

(2)主要属种　本科约有 220 属，3500 种，是世界性的大科，是当地干旱地区植被的主要成分。常见的有黄芩属、藿香属、益母草属、薄荷属等重要物种。

19. 木樨科(图 8-76)

(1)主要特征　木本直立或藤本。叶对生，少互生；单叶或三出、羽状复叶，无托叶。花：$* K_{(4\sim9)} C_{(4-9)} A_{2-5} \underline{G}_{(2:2:1-3)}$；圆锥花序或聚伞花序，花两性或单性，整齐；花萼常 4 裂；花冠合瓣，4～9 裂；雄蕊多为 2 枚，花药 2 室，纵裂；子房上位，2 心皮，2 心室，中轴胎座；花柱单生，柱头 2 尖裂。浆果、核果、蒴果或翅果。种子有胚乳。

(2)代表属

①女贞属　灌木或小乔木；单叶对生，全缘。花小，圆锥花序顶生。核果浆果状。

②丁香属　落叶灌木或小乔木。单叶对生，全缘，稀羽状深裂。圆锥花序。蒴果长圆形或近圆柱形，室背开裂，种子有翅。

(3)常见物种　女贞、小蜡、桂花、茉莉花、水曲柳等。

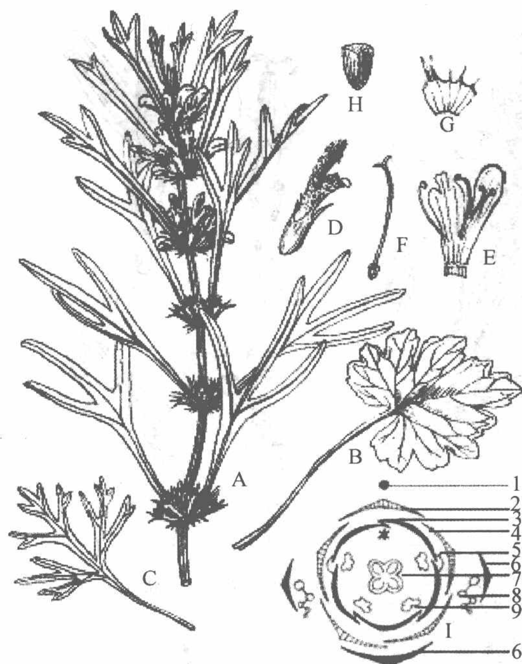


图 8-75　益母草

A. 植株上部　B. 基生叶　C. 茎下部叶

D. 花　E. 花冠展开，示雄蕊　F. 雌蕊

G. 花萼展开，内面观　H. 小坚果

I. 唇形科花图式

1. 花序轴　2. 花萼　3. 退化雄蕊　4. 花冠

5. 上、下唇之间深裂处　6. 苞片　7. 雌蕊

8. 聚伞花序　9. 雄蕊



图 8-76　女贞

A. 花枝　B. 果枝　C. 花　D. 雄蕊

E. 雌蕊　F. 种子　G. 木樨科花图式

20. 菊科(图 8-77)

(1)主要特征　多草本，少灌木或藤本，部分种有乳汁。叶常互生，少对生或轮生，无托叶。花：$* \uparrow K_{0-\infty} C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2:1:1)}$；少数至多数无柄小花聚成头状花序，托以 1 或多层总苞片组成的总苞，花序托呈柱状、扁平或凸隆形；头状花序单生或再组成总状、聚伞状、伞房状或圆锥状。头状花序按小花的类型可分为三类：

①全为筒状花(⚥ $* K_{0-\infty} C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2:1:1)}$)。

②花异型，盘花为筒状花，缘花为假舌状花($\uparrow K_{0-\infty} C_{(3)} A_0 \overline{G}_{(2:1:1),0}$)，假舌状花为雌性或中性。

③全为舌状花(⚥ $\uparrow K_{0-\infty} C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2:1:1)}$)。

花两性或单性，小花生于苞片内，或无苞片。花萼变态为冠毛状、刺毛状或鳞状，与果实传播有关。花冠合瓣，辐射对称或两侧对称。雄蕊 5 或 4，生于花冠筒上，花丝分离，花药聚合成筒状而套在雌蕊花柱外，药室内向开裂。子房下位，2 心皮 1 心室，基生胎座，胚珠 1；花柱顶端 2 裂。连萼瘦果(严格地说，连萼瘦果属假果，因其果皮有花托或萼筒发育而来的部分)。

(2)二亚科的主要特征

①筒状花亚科　头状花序全为筒状花，或缘花为假舌状花，盘花为筒状花。在人工选择下，菊科的一些花卉植物常有筒状花转变成假舌状花的现象出现。植株不含乳汁。菊科大多数植物属筒状花亚科，如向日葵(缘花：$\uparrow K_2 C_{(3)} A_0 G_0$；盘花：⚥ $* K_2 C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2:1:1)}$)。还有菊花、雪莲花、野菊等。

②舌状花亚科　整个头状花序全为舌状花，植株含乳汁。蒲公英，花葶(无叶而着生头状花序的茎)数个，头状花序单生花葶之顶。舌状花黄色。$* K_{\infty} C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2:1:1)}$。还有莴苣等。

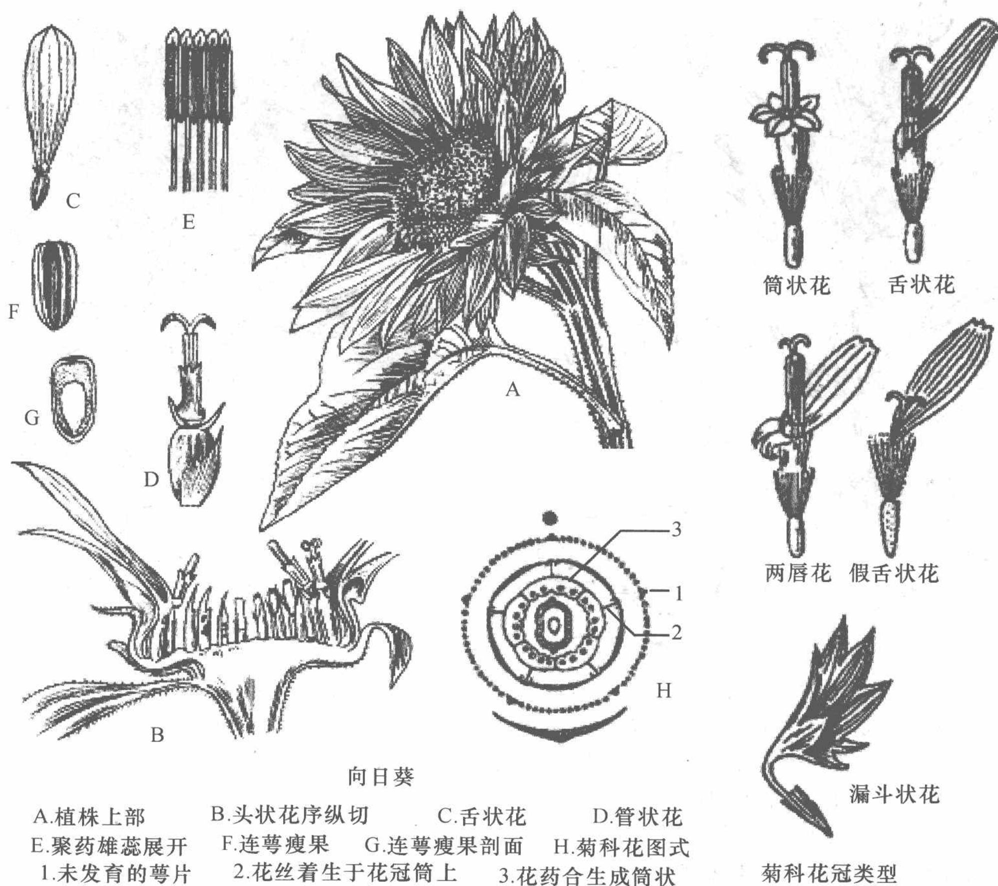


图 8-77 向日葵及菊科花冠类型

(二)单子叶植物纲

单子叶植物纲，又称百合纲。根据克朗奎斯特系统，分为 5 个亚纲，19 目，65 科，50000 余种。现在仅选择其中 4 科予以介绍。

1. 百合科(图 8-78)

多为草本，具根状茎、鳞茎和球茎。单叶互生，稀对生、轮生或退化为鳞片状。花：$* P_{3+3,2+2} A_{3+3} \underline{G}_{(3:3-1)}$；花序常总状，花多两性，花整齐，3 基数；花被呈花瓣状，多 6 片，2 轮，离生或稀合生；雄蕊 6，2 轮，花药 2 室，基生或丁字着生；子房上位，稀半下位，常 3 室和中轴胎座。蒴果或浆果。常见物种有百合属的百合，葱属的葱和蒜。

2. 禾本科(图 8-79，80)

(1)主要特征

①茎 草本(禾亚科)或木本(竹亚科)。地上茎称秆，有显著的节和节间，节间多中空，少实心。

②叶 单叶互生，2 列。叶分叶鞘、叶片、叶舌和叶耳四部分。叶鞘包秆，一侧开裂。叶片狭长，叶片与叶鞘交接处内方有叶舌(膜质或毛状或完全退化)，两则常有叶耳(耳状突起)。

③花与花序 ⚥ $\uparrow P_{2-3} A_{3,3+3} \underline{G}_{(2-3:1:1)}$。花序由小穗组成，有穗状、总状和圆锥状花序。小穗本身就是一个穗状花序，其花序轴基部生有相当于总苞片的 2 颖片(内颖和外颖)，之上长有数朵小花(或退化为 1 朵)。每朵小花由 2 稃片(内稃和外稃)包裹。小花多两性，花被特化成 2 或 3 枚肉质透明的浆片；雄蕊 3 或 6，花丝细长且弯，丁字药；雌蕊柱头羽毛状或扫帚状，心皮 3 或 2，合生，子房上位，1 室 1 胚珠。



图 8-78　百合

A. 植株上部　B. 鳞茎　C. 雌蕊
D. 雄蕊　E. 花图式

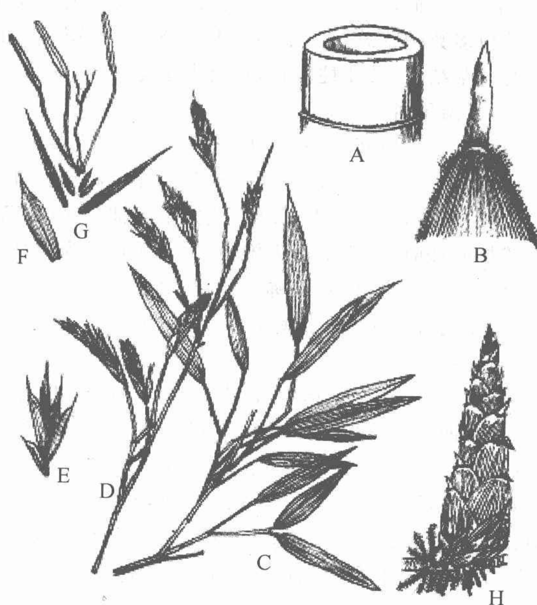


图 8-79　毛竹

A. 秆的一段，示秆环不显著　B. 秆箨顶端的腹面观
C. 叶枝　D. 花枝　E. 小穗丛的一部分
F. 颖片　G. 小花展开　H. 竹笋

④果实　颖果，少浆果。

(2)竹亚科和禾亚科的特征

①竹亚科　秆一般木质，叶分主秆叶与普通叶。主秆叶称秆箨(笋壳)，分箨片、箨鞘、箨舌和箨耳四部分。普通叶的叶片具短柄，与叶鞘相连接处有关节，关节易断。花程式：⚥ $\uparrow P_3 A_{3,3+3} \underline{G}_{(2-3:1:1)}$。

②禾亚科　草本。秆生叶即普通叶，叶片无柄，叶片与叶鞘之间无明显的关节。

稻，一年生草本，小穗含 3 小花，其中 2 个退化，仅存外稃；1 朵结实，其花程式为 ⚥ $\uparrow P_2 A_{3+3} \underline{G}_{(2:1:1)}$。小穗组成圆锥花序。

小麦，按播种期不同，小麦有二年生冬小麦和一年生春小麦之分。小穗含 3～5 朵可育小花，花程式为 ⚥ $\uparrow P_2 A_3 \underline{G}_{(2:1:1)}$。10～20 个小穗组成顶生的复穗状花序。

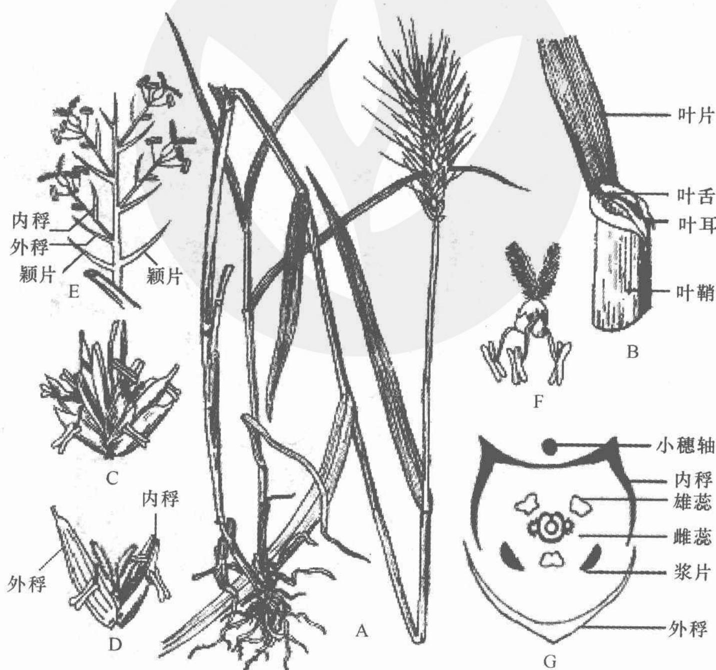


图 8-80　小麦

A. 植株　B. 叶，示叶舌和叶耳　C. 小穗　D. 小花　E. 小穗模式图
F. 除去内外稃的小花　G. 小麦花图式

玉米，一年生，秆实心。花单性，顶生雄花序是以小穗为基本单位组成的大型圆锥花序。雄小穗成

对着生，一具柄，一无柄。每小穗具 2 雄花，稃片膜质透明，每雄花具 3 雄蕊。雌花序单生叶腋，为肉穗花序，外包多数鞘状总苞。雌小穗无柄，密生于圆柱状的总轴上，排成多数的纵列。雌小穗有 2 小花，一朵不孕；另一朵结实，其花柱丝状，长突出于花序外，顶端短 2 裂。

3. 天南星科

草本，稀木质藤本，有汁液，有根状茎或块茎。单叶或复叶，叶基常具膜质鞘，叶常全部基生。花：$* P_{0,4-6} A_{4-6,(4-6)} \underline{G}_{(2-15)}$；或♂：$* P_0 A_{4-6,(4-6)}$ 和♀：$* P_0 \underline{G}_{(2-15)}$；具佛焰花序[肉穗花序常为具色彩的佛焰苞片（总苞）所包，有的类群的佛焰苞并不包被花序（如菖蒲属）]；花序顶端延伸特化为附属体；花小，两性或单性；雌雄同株时，花序上部为雄花，中部无花或为中性花，下部为雌花；稀雌雄异株；花被片缺或为 4～6 个鳞片状体；花常恶臭，以吸引蝇类传粉；雄蕊离生或为单体；心皮 3（稀 4～15）合生，子房上位，1 至多室。浆果。常见物种有芋、水浮莲等。

4. 兰科

陆生、附生或腐生草本，极少藤本。单叶互生，常排成 2 列，基部常具包茎的叶鞘。花：$\uparrow P_{3+3} A_{2,1} \overline{G}(3:1)$。花常两性，花被 6 片，2 轮：外轮 3 片为萼片，常花瓣状，中央 1 片称中萼片，两侧的 2 片称侧萼片；内轮两侧的 2 片称花瓣，中央的 1 片特化为唇瓣；能育雄蕊 1 或 2（稀 3）枚，花粉结合成花粉块，雄蕊和花柱及柱头结合成合蕊柱，面向唇瓣呈半圆柱形；1 雄蕊者，花药位于合蕊柱顶部；2 雄蕊者，合蕊柱两侧各 1 雄蕊，合蕊柱顶端前方有一突起，名叫蕊喙；能育柱头位于蕊喙下面，其凹陷面有黏液；心皮 3，合生，侧膜胎座 1 室；柱头 3；子房下位。蒴果，种子极小而多，无胚乳。常见物种有春兰、天麻等。

5. 棕榈科[槟榔科]（图 8-81）

乔木或灌木，单干直立，多不分支，稀藤本。叶常绿，大形，互生，掌状分裂或为羽状复叶，芽时内向或外向折叠，多集生于树干顶部；叶柄基部常扩大成纤维状的鞘。花：$* K_3 C_3 A_{3+3} \underline{G}_{3,(3)}$ 或♂：$* P_{3+3} A_{3+3}$ 和♀：$* P_{3+3} \underline{G}_{3,(3)}$；分支或不分支的肉穗花序，花小，通常淡黄绿色，两性或单性，同株或异株，基数一般为 3，外为 1 至数枚大型的佛焰状总苞包着，生于叶丛中或叶鞘束下；花被 6，排成 2 轮，分离或合生；雄蕊 6 枚，2 轮，稀其他；花丝分离或基部联合成环；心皮 3，分离或不同程度联合；子房上位，多为 1～3 室，每室 1 胚珠；花柱短，柱头 3。核果或浆果。常见属种有棕榈属的棕榈，椰子属的椰子等。

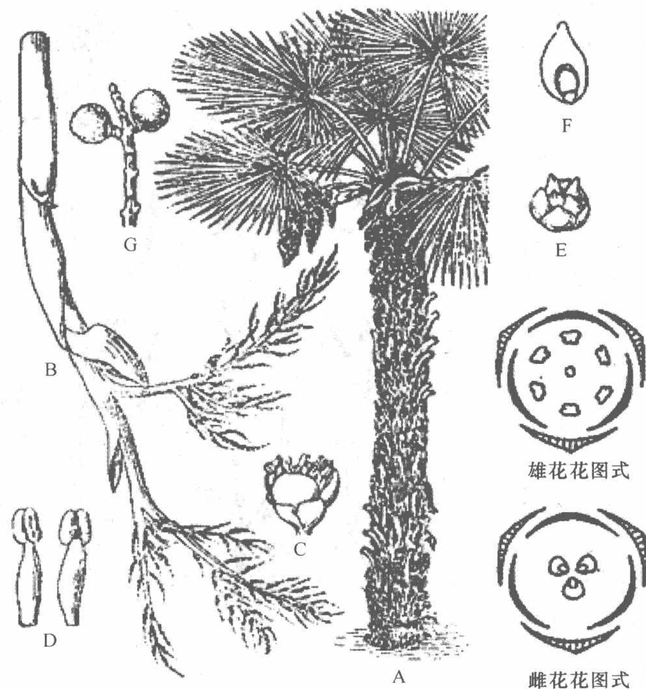


图 8-81　棕榈

A. 植株　B. 雄花花序　C. 雄花　D. 雄蕊　E. 雌花　F. 子房纵剖面　G. 果实

第九章　植物的生命活动

植物体是一个能够维持一定稳定状态的开放系统。它之所以有生命，就在于它必须依赖环境供给的物质、能量和信息，并通过复杂的代谢过程来完成生长发育。植物的生命活动不外乎围绕着两个中心：一个是植物体自身怎么生存，另一个是植物体怎样繁殖而延续种族。前者主要包括植物细胞如何进行代谢活动，以及各器官细胞之间的生命活动怎样协调和调节。所以本章内容可分为四大方面，即：①植物体的新陈代谢；②植物体的生长发育和繁殖；③植物体生命活动的调节；④植物体的成熟、衰老及调控。

第一节　植物体的新陈代谢

植物的新陈代谢就是植物体与外界进行物质和能量交换、体内物质运输、细胞代谢及其调节。具体内容可以划分为以下方面：植物的水分代谢、植物的矿质营养、植物的气体交换、植物的光合作用和呼吸作用，以及细胞内其他各种物质的代谢和体内物质的运输等。其中，植物的光合作用和呼吸作用以及细胞内其他各种物质代谢的具体内容已在第四章中作了详细介绍。

一、植物体的水分代谢

植物体的水分代谢包括：植物体对水分的吸收、运输、利用和散失。

（一）植物体对水分的吸收

根系是吸收水分的主要器官，尤其是根尖的根毛区吸水能力最强。这是因为根毛区具有大量的根毛及完善的导管系统。水分还可以通过皮孔、裂口或伤口等进入植物体。水分子过膜主要是通过水通道蛋白的协助扩散来完成的。

1. 根系对水分的吸收　根系吸收水分有两种方式：一种是被动的物理过程，另一种是主动的生理过程。前者主要是蒸腾拉力的作用，后者是根压的缘故。

(1)被动吸水

①被动吸水的概念　正在进行蒸腾作用的枝条可以通过被麻醉的甚至是死亡的根部吸收水分，根只是作为水分进入植物体的被动吸收表面。这种吸水方式称为被动吸水。

②被动吸水的主要动力是蒸腾拉力　截取一段正在进行蒸腾作用的带叶枝条，通过橡皮塞插入玻璃管中，管中注满清水，把它插入盛有水银的玻璃器内（图 9-1）。一段时间以后，就可见到水银沿玻璃管上升。如果在正在蒸腾的植株茎表皮滴上墨汁，然后刺破表皮直到木质部，可以看到墨汁立刻被吸入木质部，表明在木质部确实存在负压。由于蒸腾作用使水银上升和木质部导管存在负压，足以说明植株顶部对导管内的水柱存在一个拉力，靠这个拉力促使水分沿导管上升，并以此促使根吸水，这个拉力就叫蒸腾拉力。蒸腾拉力产生的原因是由于叶片蒸腾作用，引起了叶细胞水分亏缺，水势下降并与相邻细胞之间形成了水势差，结果使茎及根部细胞水势下降，从而促使根部细胞从土壤中吸收水分。

显然，被动吸水的动因不是在根内，蒸腾拉力才是被动吸水的动因。在一般情况下，由于蒸腾作用强，因此被动吸水是植物吸水的主要方式。只是在蒸腾强度弱（如夜晚或春季叶片尚未展开）时，或者当蒸腾作用受抑制时，蒸腾拉力导致的被动吸水才不占主要地位。

(2)主动吸水　仅由根系代谢活动而引起的根系从外界环境吸水的过程叫主动吸水。

①主动吸水的现象　吐水、伤流和根压都是主动吸水的表现。

吐水：在空气湿度大、土壤水分充足、土壤温度适宜时，可以见到叶尖（如小麦）或叶边缘（如番茄）有向外溢出液滴的现象，这就是吐水。植株生长健壮、根系活力较强，其吐水量也常常较大，所以吐水在农业上

可作为壮苗的一种生理指标。

伤流：如果把生长旺盛的植株从近地面砍断，残茎伤口会向外溢出汁液，这种现象叫伤流，流出的汁液叫伤流液。伤流液里不仅含有多种无机盐，还含有一些有机物如天冬酰胺、谷氨酰胺等，这说明根系具有合成这些含氮有机物的能力。所以对伤流液的分析，可广泛地用于研究根系的生命活动。

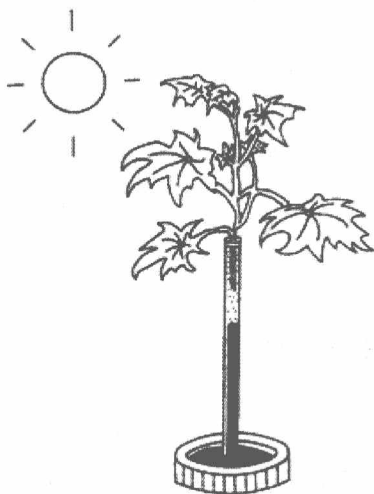


图 9-1　植物体内水分的上升

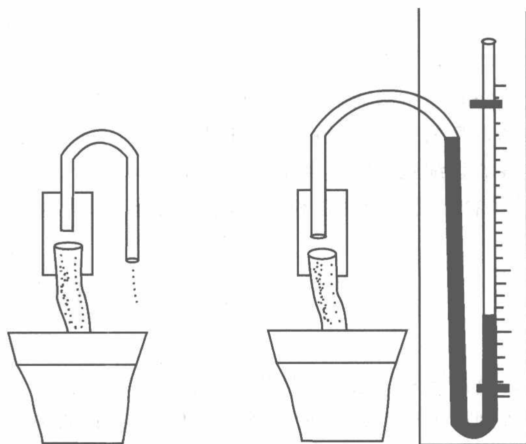


图 9-2　伤流和根压的示意图

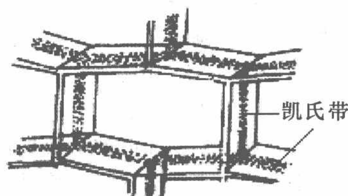
A. 伤流液从茎部切口处流出

B. 用压力计测定根压

根压：如果在切口处套上橡皮管与压力计相接，就会表现一定的压力，此压力称为根压(图 9-2)。大多数植物的根压不超过 0.1～0.2MPa。而 0.2MPa 的根压可促进水上升 20.4m 高。水分供应充足、蒸腾作用缓慢时，根压是植物吸收水分与运输水分的主要动力。根压的大小决定吐水和伤流的快慢。

②主动吸水的主要动力是根压　通常认为由根部代谢活动而引起的矿质离子吸收和运输，造成根的内皮层内、外形成水势差，从而使得水分按照依次下降的水势梯度，从外界环境通过表皮、皮层和内皮层而进入中柱导管，并进而向上运输，这就是根压的缘由。

主动吸水的结构基础：根的内皮层存在凯氏带(图 9-3)或马蹄形加厚，以至于具有全透性的根的质外体被分隔成内、外两个部分，根吸收的矿物质进入中柱必须通过内皮层、皮层或表皮细胞质膜的主动运输。



放大的一个内皮层细胞

图 9-3　凯氏带

主动吸水的生理基础：根的共质体对土壤或质外体中的矿质离子的主动吸收和分泌，使根的内皮层内、外形成水势差，这是主动吸水的生理基础。根细胞代谢产生的 ATP 是主动吸水的间接动力。图 9-4 可用来说明水分在根内的横向运输途径。当植物根系处于一定浓度的土壤溶液中时，土壤溶液中的水分和离子可在内皮层以外的质外体内自由扩散，其阻力小、速度快，并很快达到扩散平衡。当然还有部分可直接被共质体(表皮细胞或皮层细胞)所吸收，并可直接运输到中柱薄壁细胞。内皮层以外的质外体中的水分如何进入中柱？原来进入中柱薄壁细胞内的离子，将主动分泌(或漏出)到质外体中，由于受到内皮层凯氏带或马蹄形加厚的阻碍，这些离子不会向内皮层以外扩散，只能进入导管。这就造成了内皮层以外的部分离子浓度下降(水势增高)，而内皮层以内的部分离子浓度上升(水势下降)。其结果是水分从水势高的内皮层以外的质外体通过内皮层渗透到水势低的中柱导管内。

植物吸收水分是个复杂的过程，它不仅取决于根系的结构，根系水势的调节，茎叶的结构；也取决于土壤的性质，土壤的水分状况；还取决于当时当地的各种气候条件。因此植物吸收水分受到"土壤—植物—大气"这样一个连续体系内的水势梯度的影响和调节。

2. 影响根系吸水的外界条件　在各种外界条件中，大气因子主要通过蒸腾作用影响植物的被动吸水，而土壤因子直接影响植物的主动吸水。

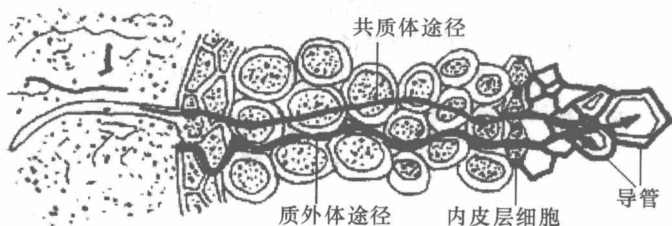


图 9-4　水分从土壤进入根部的具体途径

(1)大气因子　大气因子主要包括阳光、大气温度和湿度,这些因子主要通过蒸腾作用影响植物的被动吸水。具体内容在下面“植物的蒸腾作用”中介绍。

(2)土壤因子

①土壤的供水能力　土壤的供水能力由土壤溶液水势的大小所决定,与土壤中水分绝对含量的多少无关。根系能否吸水取决于根系共质体中溶液水势与土壤溶液水势之差值,只要土壤溶液水势高于根系溶液水势,植物根系就能吸水。

土壤溶液的水势包括土壤溶液的渗透势和土壤颗粒亲水物质引起的衬质势。土壤水分中含有很多可溶性的溶质,除盐碱地外,一般会导致产生－0.01～－0.02MPa 的渗透势。土壤溶液水势的关键部分是衬质势。在干旱土壤里,其衬质势可低到－3MPa,甚至更低。当降过透雨或浇过透水后,一部分水将因重力而向下流失,另一部分水则由于毛细管作用而存留在土壤的孔隙里,此时土壤溶液水势大约为－0.01MPa。由于植物根系溶液水势一般都低于此数值,所以植物根系能从土壤中吸收水分。当植物根系所吸收的水分得不到及时补充时,植物就会发生萎蔫。萎蔫是指水分亏缺时,细胞失去紧张状态,叶片和茎的幼嫩部分下垂的现象。当萎蔫很强时,萎蔫的植株在供水充足时也不能恢复正常状态,此时则称永久萎蔫。植物开始发生永久萎蔫时土壤溶液的水势与根细胞的水势相等,这时土壤含水的质量百分率称为土壤萎蔫系数。也就是说,土壤萎蔫系数是土壤有效水势处于下限时的土壤含水的质量百分率。

土壤溶液浓度提高,会降低土壤溶液水势。因此在盐碱土中栽培植物,往往因根系吸收水分困难而不能正常出苗和生长。

②土壤温度　土壤温度直接影响根系的生理活动和根系的生长,所以对根系吸水影响很大。土壤温度过低,根系吸水能力明显下降。这是因为低温使根系代谢活动减弱,低温使水分子扩散速度减慢,原生质的黏滞性增加,因而影响了根系对水分的吸收。此外,温度的高低还可以通过影响根细胞酶的活性,进而影响呼吸作用和主动吸收矿质来影响水分的吸收。

③土壤通气状况　根系在良好的通气环境中,代谢活动正常进行,根系吸水旺盛。在通气不良的环境中,若短期处于缺氧和高二氧化碳的环境中,也会使细胞呼吸减弱,影响主动吸水。例如用 CO_2 处理水稻幼苗根部,可使吸水量降低 14%～50%。若长时间缺氧,则会导致植物进行无氧呼吸,产生和累积较多的酒精,使根系中毒,以致吸水能力减弱。植物受涝而表现缺水症状,就是这个原因。

有时候土壤虽然水分充足,由于缺氧、低温、土壤水势低等原因,使根系吸水过慢而满足不了植物蒸腾作用的需要而造成植物的萎蔫,这种现象称为生理干旱。

(二)植物的蒸腾作用

水是植物生活不可缺少的条件,植物一生要吸收大量的水分。但这些水分只有约 0.15%～0.2% 用于组成植物体,其余大部分约 99.8%以上,则主要通过蒸腾作用而散失。

植物通过地上部分的组织(主要是叶)以水蒸气状态散失水分的过程称为蒸腾作用。它在本质上同蒸发作用是一样的,但是因为这一过程除受外界条件的影响外,还和植物的形态结构、生理过程的控制有关,因此特称蒸腾作用。蒸腾作用是植物适应陆地生存的必然结果。

1.蒸腾作用的意义和指标　蒸腾作用是植物吸收和运转水分的主要动力。蒸腾流可作为盐类和其他多种物质在植物体内运输的载体,以满足各个器官生命活动的需要。通过蒸腾作用还可以降低植物体和叶面的温度使植物免受灼伤。

蒸腾作用的强弱,可以在一定程度上反映植物的水分代谢状况。常用的指标有蒸腾速率、蒸腾效率和蒸腾系数。蒸腾速率是指植物在一定时间内,单位叶面积上散失水分的量,一般以 $g/(m^2 \cdot h)$ 表示。大多

数植物的蒸腾速率白天为 15～250 g/(m²·h)。蒸腾效率(又称蒸腾比率)是指蒸腾失水 1kg 时所形成的干物质的克数,其数值越高,表示对水分的利用越经济,多数植物的蒸腾效率是 1～10g/kg。蒸腾系数是指形成 1g 干物质所消耗水分的千克数。可见蒸腾系数是蒸腾效率的倒数。

2. 气孔蒸腾和气孔运动　植物的蒸腾作用绝大部分是在叶片上进行的。虽然少量水分可以通过表皮角质层向外蒸腾,但绝大部分通过叶表面的气孔向外蒸腾,我们称这种方式的蒸腾为气孔蒸腾。

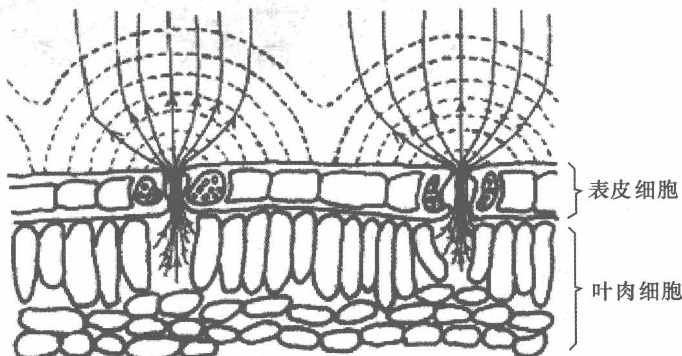


图 9-5　气孔蒸腾中水蒸气扩散途径的图解
(水蒸气扩散途径以实线表示)

虽然不同植物的气孔数目和大小有所不同,但多数植物气孔的面积只占叶表面的 0.5%～1.5%。实验表明,气孔蒸腾量要比同面积的自由水面的蒸发量高 50 倍之多。这是什么原因呢?我们可用小孔定律来解释。

(1)气孔扩散的小孔定律　植物体内的水分通过气孔蒸腾的过程,首先是水分从湿润的细胞壁蒸发到细胞间隙的内部空腔,然后才是水蒸气从这些内部空腔通过气孔扩散到叶表面(图9-5)。由于细胞间隙经常地被水蒸气所饱和,所以水蒸气由这些内部空腔通过气孔的扩散是气孔蒸腾的关键。

实验表明:在一定条件下,水蒸气通过气孔孔隙扩散的速率,不与小孔的面积成正比而与小孔的周长成正比(表 9-1)。

表 9-1　水蒸气通过各种大小气孔的扩散情况

小孔相对面积	小孔相对周长	扩散失水相对量
1.00	1.00	1.00
0.37	0.61	0.59
0.05	0.21	0.18
0.01	0.13	0.14

那么,为什么蒸发速率与小孔的周长成正比呢?这是因为在任何蒸发面上,气体分子除经表面向外扩散外,还沿气孔的边缘向外扩散。在边缘外,扩散分子相互碰撞的机会少,因此边缘的扩散率总比中央部分要快,这就是边缘效应。因此气体通过小孔表面扩散的速率不与小孔的面积成正比,而与小孔的周长成正比,这就是小孔扩散定律。叶片上的气孔安排正符合小孔扩散现象(图 9-6)。因此,水蒸气通过气孔的蒸腾速率要比通过同面积的自由水面要快得多。

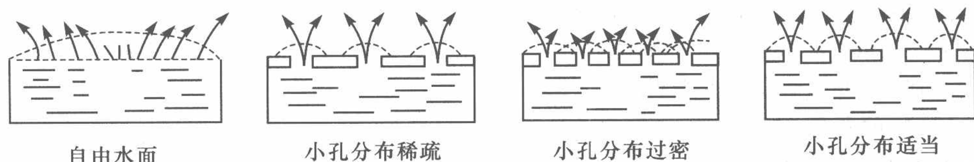


图 9-6　水分通过自由表面与多孔表面比较

(2)气孔运动及其机理

①气孔与保卫细胞　气孔是个自动的反馈系统,它按照一定的规律开张和关闭。气孔的启闭是通过保卫细胞来调节的。保卫细胞不同于表皮细胞,其细胞体积较小,其中含有叶绿体,细胞壁厚薄不均匀,靠气孔腔的内壁厚,背气孔腔的外壁薄,这对于气孔的启闭是很重要的。

②气孔运动　现在以双子叶植物的气孔为例,其保卫细胞呈半月形(图 9-7)。当保卫细胞吸水膨胀时,其细胞体积增大,但因细胞壁厚薄不均匀,较薄的壁易扩展,而较厚的壁不易伸展,故一对保卫细胞都向外弯曲,于是气孔张开。而当保卫细胞失水时,其细胞体积缩小,气孔即关闭。

③气孔运动的机理　目前有三种说法。

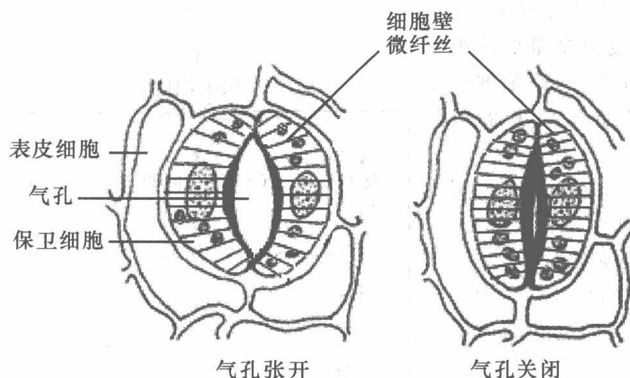
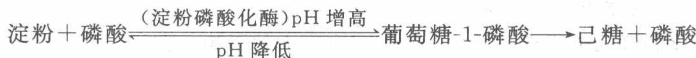


图 9-7 双子叶植物气孔的运动及保卫细胞微纤丝分布特点

淀粉—糖转化学说：多年来以淀粉—糖的转化来解释气孔运动的机理。保卫细胞内的叶绿体，在光照下可进行光合作用，细胞内 CO_2 浓度降低，引起 pH 增高到 7.0 左右，这时淀粉磷酸化酶使淀粉磷酸化为葡萄糖-1-磷酸，于是保卫细胞的渗透势下降。这样就促进了保卫细胞从邻近的表皮细胞吸水，并导致细胞膨胀，气孔张开。在夜间，保卫细胞的光合作用停止，而呼吸作用继续进行，因而细胞内 CO_2 积累，pH 降低至 5.5 左右，这时淀粉磷酸化酶又使葡萄糖-1-磷酸合成淀粉，从而造成了保卫细胞水势升高，这样保卫细胞的水分就要丢失，并导致了细胞体积缩小，气孔关闭。实验证明，叶片浮在 pH 高或低的溶液中，可以分别引起气孔张开或关闭。现在看来，这一学说尽管解释了某些生理现象，但仍有不少疑问。



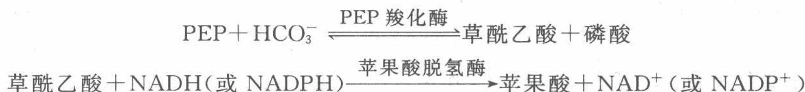
$$\text{淀粉}+\text{磷酸}\underset{\text{pH 降低}}{\overset{\text{(淀粉磷酸化酶)pH 增高}}{\rightleftharpoons}}\text{葡萄糖-1-磷酸}\longrightarrow\text{己糖}+\text{磷酸}$$

无机离子吸收学说：20 世纪 60 年代后，人们发现钾离子在气孔运动中扮演着重要的角色。表 9-2 表示了蚕豆叶片下表皮在光照和黑暗时 K^+、Ψ_s 和气孔开度的关系。可以看出，保卫细胞内 K^+ 的积累量与气孔开度呈正相关。照光时，K^+ 浓度增高，气孔开张，反之则关闭。研究表明：钾离子进入保卫细胞要消耗光反应和呼吸作用产生的 ATP。在 K^+ 进入保卫细胞的同时，还伴随着 Cl^- 的进入，以维持保卫细胞的电中性。

表 9-2 叶片下表皮钾离子浓度，Ψ_s 和气孔开度的关系

	钾浓度($mol \cdot L^{-1}$)	渗透势(MPa)	开度(μm)
光照	4.24×10^{-12}	−3.5	12
黑暗	0.2×10^{-12}	−1.9	2

苹果酸生成学说：20 世纪 70 年代后，人们又发现叶片保卫细胞的苹果酸水平与气孔的开度呈密切的正相关。后来又发现了在保卫细胞内，这些苹果酸最终来自于淀粉，并且还是这些苹果酸阴离子和大部分的钾离子相平衡，以维持电中性。它们亦可作为渗透物，降低水势，使气孔张开。所以人们又提出了淀粉—苹果酸假说。



$$\text{PEP}+HCO_3^- \xrightarrow{\text{PEP 羧化酶}} \text{草酰乙酸}+\text{磷酸}$$

$$\text{草酰乙酸}+\text{NADH(或 NADPH)}\xrightarrow{\text{苹果酸脱氢酶}}\text{苹果酸}+NAD^+\text{(或 }NADP^+\text{)}$$

此外，还有实验表明，气孔关闭与脱落酸(ABA)含量有关。在干旱、水涝或盐渍等条件下，植物体内的 ABA 明显增加，并迅速运往保卫细胞，引起保卫细胞的胞质 Ca^{2+} 有所增加，通过影响保卫细胞质膜上相关载体的活性使保卫细胞内的 K^+、Cl^- 大量外运而减少，保卫细胞水势升高而失水，引起气孔关闭。

总之，气孔运动是一种复杂的生理现象，它和光合作用、呼吸作用等有着许多直接和间接的联系，使保卫细胞中的可溶性糖和苹果酸浓度升高，促进 K^+、Cl^-、Ca^{2+} 等进入保卫细胞，使水势下降，吸水膨胀，气孔开放(图 9-8)。

④影响气孔运动的因素 根据气孔运动的原理可以推测，凡能影响光合作用和叶子水分状况的各种因素都能成为影响气孔运动的因素。光照是最主要的影响因素，如图 9-8 所示。温度也能影响气孔的运动，一般来说，气孔开度随温度的上升而增大；在 30℃左右达到最大气孔开度，35℃以上的高温会使气孔开度

变小，低温(如10℃)下虽长时间光照气孔也不能很好张开。CO_2浓度也是重要的影响因素，低浓度时促进气孔张开；高浓度时使气孔迅速关闭，无论光照还是黑暗均是如此。

3. 影响蒸腾作用的因素　蒸腾作用既受植物本身的形态结构和生理状况的影响，同时又受多种环境条件的影响。

(1)内部因素　气孔的张开和关闭对蒸腾作用影响最大。一般认为气孔的启闭表现近似昼夜节奏，它们直接影响着气孔蒸腾。细胞的充水程度、质膜的透性、叶肉细胞壁的形状等也都影响着植物的蒸腾。

(2)外部因素　主要有光照、大气湿度、温度和风等。光照是影响蒸腾作用的最主要的外界条件。引起气孔张开所需的最小光量随植物种类有所不同，有些种类只要全日照的1%～2%，就可引起明显的张开反应。当空气中相对湿度增大时，叶面与大气间的蒸气压就减小，蒸腾速率就下降。温度通过影响液态水的汽化和气孔关闭程度而对蒸腾速率有很大的影响。在一定范围内，温度升高促进蒸腾作用。但温度过高，也会使气孔关闭。

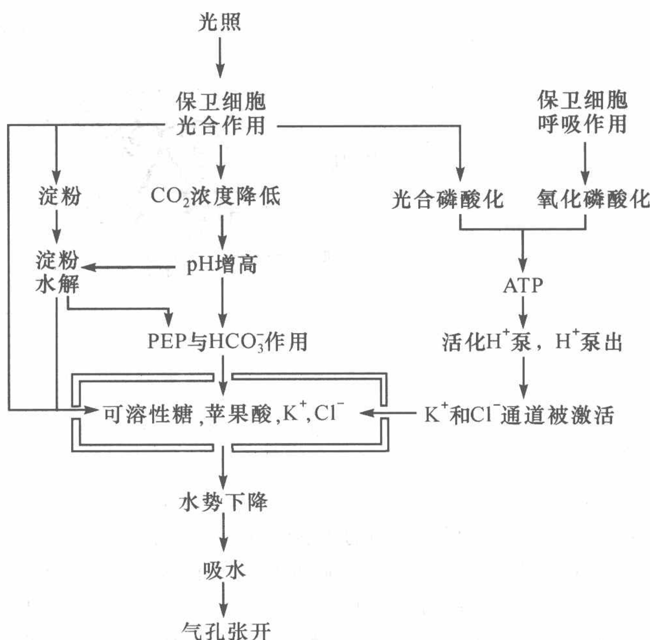


图9-8　气孔运动机理图解

(三)植物体内水分的运输

陆生植物根系从土壤中吸收的水分，要通过茎、叶的运输，运送到植株各部。其中一部分参与各种代谢活动，而大部分则以蒸腾作用为主要形式散失到大气中。

1. 水分运输的途径　水分由根毛表皮细胞吸收进入根系后，经根部表皮和皮层的共质体或质外体途径进入内皮层细胞，并继续进入木质部导管和管胞。尔后，水分沿着茎干的导管和管胞上升到叶，并渗透到组织细胞，再经细胞间共质体和质外体的传送，散失于气孔下部的细胞间隙，最后由气孔蒸腾到大气中。由此可见，土壤－植物－空气三者之间的水分流动是连续性的，故这个系统可称为土壤－植物－空气连续系统。

可以看出，水分在植物体内的运输可分为两种情况：一是经过维管束系统的导管或管胞，水分在其中运输，阻力很小，速度较快(3～45m/h)，适于长距离运输；水在导管中运输比管胞中更快。二是在活细胞之间的共质体中运输，阻力较大，速度较慢(一般只有10^{-3}cm/h)，仅适于短距离运输。一些植物如苔藓，由于没有真正的输导系统，所以长得很矮。只有在进化过程中，出现了管胞(蕨类和裸子植物)和导管(被子植物)，植物体才可高达几米甚至百米。

2. 水分沿导管上升的动力　运输水分的导管系统其上端与叶片的薄壁细胞相连，下端被根系的薄壁细胞所包围。因此，水分运输的动力，其上端表现为蒸腾拉力的被动吸水，其下端表现为根压的主动吸水，其导管、管胞的毛细管作用和管壁纤维素的亲水性作用。

(1)根压　根压一般较小，只是在土温适宜、水分充足、大气湿度大、蒸腾作用很弱的情况下，才对水分上升起较大的作用，原理在前面已经述及。

(2)蒸腾拉力　蒸腾拉力前已述及，通常是水分沿导管上升的最主要动力。由于我们可以把根、茎、叶导管内的溶液看做是一连续的水柱，水柱的上端就好像悬挂在叶肉细胞内，而下端是连接着根系的活细胞。因此，连续的水柱在受到蒸腾拉力向上牵引时，也必然会受到重力的牵引。这样，水柱受到上拉下坠，就使它产生了张力(－0.5～－3MPa)，即水柱处于紧张状态。这个张力可以通过连续水柱而传导到根系的活细胞。水柱会不会由于承受不住张力而断裂呢？不会的，相同分子之间有着相互吸引的力量，即内聚力。内聚力是分子间的氢键、极性分子间的静电引力和范德华力等的综合作用力。水分子的内聚力可达＋20～＋30Mpa，大于张力，所以水柱不会断裂。这种以蒸腾拉力、内聚力和张力来解释水分上升的学说，称为蒸腾

拉力—内聚力—张力学说(或内聚力学说),它最初是由爱尔兰人狄克逊提出的。虽然至今对此学说有不少争议,但目前仍被普遍接受。

除此以外,导管和管胞的毛细管作用,以及管壁纤维素的亲水作用在水液上升过程中也起到一定的作用。

(四)合理灌溉的生理学基础

植物体内水分得失之间的变化有三种可能性:水分供求平衡、吸水大于蒸腾和吸水小于蒸腾。

1. 作物的需水规律　作物的需水量随作物的种类而有所变化。水稻和大豆需水量较多,高粱和玉米需水量较少。同一作物在不同生长发育时期,对水分的需要量也有很大的差别。水分亏缺时,植物会表现出不同的反应。作物对水分不足特别敏感的时期称水分临界期。所谓敏感是指水分一旦缺乏,作物产量就明显下降。

2. 合理灌溉的指标　确定灌溉量和灌溉时期,不仅取决于作物的需水量及水分临界期,而且与土壤环境、大气因子和农业技术水平有关。灌溉不仅满足作物正常的生命活动,还会影响作物的生态环境,间接地对作物产生影响。直接影响作物生理活动所需的水,称为生理需水。而通过改善环境间接地对作物产生有利影响的水称为生态需水。生态需水可以影响肥料的分解和利用,可以改善田间小气候。如旱田施肥后灌水有溶肥作用,寒潮时灌水有保温防寒作用,盐碱地灌水有洗盐压碱的作用等。所以合理灌溉,除满足作物个体的生理需水要求外,有时还要考虑作物群体生态需水的要求。

二、植物的矿质营养

由于自然状况下,土壤中的无机盐都是由矿物质复杂的晶体结构通过物理的或化学的变化缓慢地风化而来的,所以这些元素在植物生理学上传统地称为矿质元素。植物的一生都需要矿质元素,矿质元素的吸收、运输和转化都关系到植物生长发育的好坏。“有收无收在于水,多收少收在于肥”,准确地反映了水分代谢、矿质营养与植物(作物)之间的关系。植物对矿质元素的吸收、运输和同化统称为矿质营养。

(一)植物必需的矿质元素及其作用

1. 植物体内的元素　植物由水分和干物质两部分组成。将一定重量的新鲜植物材料在105℃下烘干至恒重后,剩下的物质即称为干物质。干物质含量的高低,随植物的种类、器官以及生长发育时期的不同而有很大的差异。一般多汁组织干物质含量在5%以下,而休眠器官如种子可高达90%。干物质包括有机物和无机盐。

以600℃充分燃烧干物质,其中的有机物在燃烧中分解。碳燃烧成二氧化碳,氮燃烧成氮的氧化物,一部分硫燃烧成二氧化硫。碳、氮及部分硫是以气体状态丢失的,因此这些元素称为可挥发性元素。燃烧后剩下的灰白色固态残留物质便是灰分,一般占干重的5%~10%。灰分中含有各种金属氧化物,如钾、镁、铁等氧化物,还有磷酸盐、硝酸盐、硫酸盐及氯化物等。构成灰分的各种元素通称为灰分元素,也即矿质元素。它们为植物所利用,亦称营养元素。

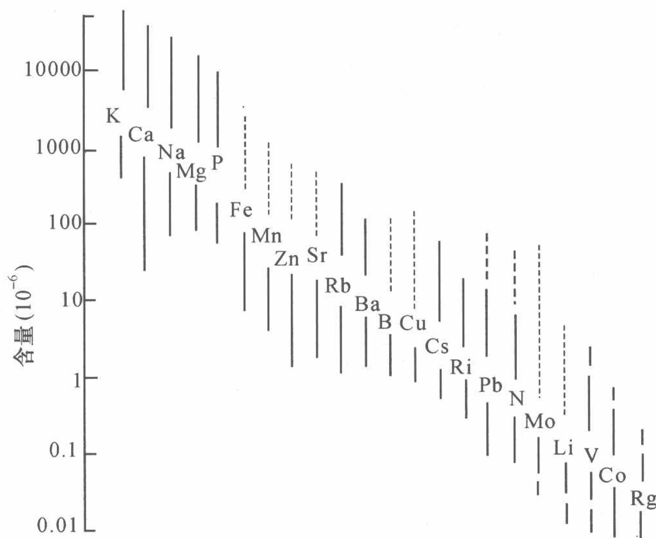


图 9-9　植物灰分中各种元素的含量排列(引自 Sutcliffe)(以干物质的百万分之几表示,且不包括以 NO、NO_2、SO_2 等形式挥发了的 N 和 S)虚线表示异常值

氮素不属于矿质元素,但除与固氮菌共生的植物以外,其他植物体内的氮素都是通过根从土壤中吸收NH_4^+或NO_3^-来的。由于植物对氮素和其他矿质元素的吸收和运输是相同的,所以也将氮素归入矿质元素中一同讨论。

用原子吸收光谱和灵敏的光谱法,对多种植物包括低等植物的灰分进行分析,发现在已知的109种元

素中,有70多种存在于植物体内。图9-9表明了植物灰分中一些元素的含量。所有植物的灰分总含量很相似,含量最丰富的元素是钾,约占灰分总含量的50%,其次是钙、钠、镁、磷等。

植物体内矿质元素的种类和含量,因植物种类、器官的不同而有所差异。例如豆科植物富含钙,毛茛科和菊科植物则积聚锂。又如在禾本科的玉米中,叶片含氮量一般在2%左右,而茎中只有0.7%。矿质元素的含量随生长时期和生态条件的不同,也有所变化。例如生长在含盐较多的地区,灰分中含钠较多;生长在酸性红壤土中的植物,灰分中含铝较多;而生活在海水中的海藻,其灰分中则含有大量的碘。

2.植物必需的矿质元素

(1)必需矿质元素的研究方法 研究植物必需的矿质元素的方法常用溶液培养法和砂基培养法。

①溶液培养法 溶液培养法是指在人工配制的培养液中栽培植物的方法。根据实验目的的不同,可以有计划地变更培养液的成分。例如可以人为地减少培养液中的某种元素,进行缺素培养以观察该元素对植物代谢过程以及生长发育的影响。倘若生长发育不正常,但当补充该元素后很快恢复正常,即可断定该元素是植物所必需的。在进行溶液培养时,必须注意培养液的通气、渗透势及pH的变化。

②砂基培养法 和溶液培养法相似,所不同的只是把植物培养在砂基上。砂基一般用石英砂,也常用蛭石、珍珠岩等中性物质代替。然后加入各种培养液培养植物。砂培通气状况较水培好,且为根系生长提供了固体生根的介质,故砂培比水培更接近土壤状况。但水培能很方便地改变营养物质和严格地控制pH,实验期间还可以对根进行直接观察,对分析微量缺素症更为有效。所以两者各有利弊,应根据实验目的的不同,选择利用。

表9-3 17种必需元素及其在植物体内的浓度

元 素	化学符号	植物吸收的形式	在干组织中的质量分数		与钼相比较的相对原子数目
			(10^{-6})	(%)	
钼	Mo	MoO_4^{2-}	1	0.0001	1
镍	Ni	Ni^{2+}	1	0.0001	2
铜	Cu	Cu^{+} Cu^{2+}	6	0.0006	100
锌	Zn	Zn^{2+}	20	0.0020	300
硼	B	BO_3^{3-} BO_7^{2-}	20	0.0020	2000
锰	Mn	Mn^{2+}	50	0.0050	1000
铁	Fe	Fe^{2+} Fe^{3+}	100	0.010	2000
氯	Cl	Cl^{-}	100	0.010	3000
硫	S	SO_4^{2-}	1000	0.1	30000
磷	P	$H_2PO_4^{-}$ HPO_4^{2-}	2000	0.2	60000
镁	Mg	Mg^{2+}	2000	0.2	80000
钙	Ca	Ca^{2+}	5000	0.5	125000
钾	K	K^{+}	10000	1.0	250000
氮	N	尿素	15000	1.5	1000000
氧	O	O_2 H_2O CO_2	450000	45	30000000
碳	C	CO_2	450000	45	35000000
氢	H	H_2O	60000	6	60000000

(2)植物必需矿质元素的鉴定标准 鉴定某种元素是否为某种植物所必需,人们多年来一直采用三条标准来考查:①该元素对于这种植物正常的生长和发育是不可缺少的;若缺乏,这种植物不能完成生活史。

②这种植物对该元素的需要是专一的，它不能被其他元素所代替。缺乏该元素会使这种植物表现出专一的病症，而且一旦加入该元素病症就会消失。③该元素对于这种植物营养上的需要是直接的效果，而不是由于它改善了土壤或培养基的物理和化学性质或促进有益微生物的活动等方面所产生的间接作用。即表现为不可缺少性、不可替代性和直接功能性。

(3)植物必需矿质元素的种类　通过大量实验，人们早就发现植物必需的矿质元素有7种，即钾、钙、镁、铁、硫、磷、氮，若加上植物生长所必需的二氧化碳和水中的碳、氢、氧3种元素，则植物生长所必需的元素共有10种。直到20世纪30年代之后，随着科学技术的发展，特别是试剂的纯净，又确认了锰、硼、锌、铜、钼、氯、镍7种元素也为植物生长所必需(表9-3)。

植物对这17种必需元素的需要量相差很大。含量最高的碳、氢、氧占整个植物体干重的96%，如果再加上氮、钾、钙、镁、磷、硫，这9种元素就占了整个植物体干重的99.5%，而其余的元素仅占极少的量。因此人们常把这9种含量占植物干物质重量0.01%以上的元素称为大量元素或称常量元素。而植物对其他8种(铁、锰、硼、锌、铜、钼、氯、镍)含量占植物干物质重量0.01%以下的元素，称为微量元素，其数量过多时，反而对植物有害。需要特别注意的是，大量元素和微量元素只不过是数量上的不同，它们都是必需元素。

植物体内发现的元素有70多种，目前被确认为所有植物的必需元素只有17种，还有硅和钠是大多数高等植物的必需元素。至于其他元素，对于某些植物来说有些也是必需的。譬如钠对蓝藻和某些盐生植物是必需的，硅对硅藻和水稻是必需的，钴是豆科植物共生固氮时所必需的。看来各种植物的系统发育和所处环境不同，代谢类型不同，对营养元素的反应也有所不同。由于许多元素可能是在超微量水平上对植物发生作用，又可能具有很大的相对性，所以有理由推测，随着超微量的分析技术和去污技术的发展，阐明更多的元素与植物之间的关系是必然的。

3.必需元素的生理作用及其缺素症　必需元素在植物体内的生理作用，可概括为两大类：一类是细胞结构物质的组成成分，例如碳、氢、氧、氮、硫、磷等是组成糖类、脂类和蛋白质等有机物质的元素；另一类则是对生命的代谢活动起调节作用，例如促进酶的活性，调节细胞的渗透势，影响原生质的胶体状况和膜的电荷平衡等。一般说，非金属离子的作用属于第一类，而金属阳离子的作用常常属于第二类。但这种区别常常只是相对的。例如镁，一方面是叶绿素的构成元素，其作用当属于第一类；另一方面它又是许多酶的活化剂，其作用又应属于第二类。磷也是如此。具体见表9-4。

表9-4　高等植物必需矿物质的作用和缺素症

元素	作　用	缺素症
N	叶绿素、氨基酸、多种激素和辅酶等的组成部分	植株萎蔫，发育不良
K	细胞中离子平衡作用，膜电位保持，蛋白质合成和糖代谢中多种酶的辅助因子，能促进贮存器官合成淀粉，也有利于筛管细胞吸收蔗糖，从而促进糖的运输	萎黄
Ca	多种功能，如膜透性的调节，(细胞)胞间层中果胶盐的成分，细胞壁的产生，某些酶如ATP水解酶的活化因素	细胞分裂和生长均不正常，叶尖干枯，顶芽死亡
Mg	叶绿素的成分；糖代谢、核酸合成以及ATP与反应物耦联过程中多种酶的辅助因子	萎黄
P	核酸、磷脂、ATP和辅酶等的成分，开花结果及根正常发育必需	叶小而暗，叶上出现红色
S	胱氨酸、甲硫氨酸及某些维生素的成分	萎黄，根发育不良
Fe	细胞色素、过氧化物酶、过氧化氢酶等的血红素成分，在叶绿素合成中起作用	幼叶沿叶脉黄化
Cl	离子平衡，维持膜电位	叶小，黄色或铜色；生长慢
Mn	多种酶(细胞呼吸，三羧酸循环，光合作用，氮代谢)的辅助因子	叶黄

续 表

元素	作 用	缺素症
Zn	色氨酸(生长素前体)合成需要;多种脱氢酶的活化剂;某些DNA聚合酶的辅助因子;蛋白质合成重要因素	叶小茎短
B	功能不清,可能与糖的过膜转运以及细胞壁形成时钙的代谢有关,促进花粉萌发和花粉管延长	叶灰暗,生长畸形,根尖延长慢,花而不实
Cu	催化氧化反应的多种酶的成分,如细胞色素氧化酶等;电子受体,质体蓝素的成分	蛋白质合成受阻,萎黄
Mo	硝酸还原酶的成分,固氮菌固氮作用必需	固氮菌生长不良,导致土壤贫瘠

(二)植物体对矿质元素的吸收

植物对矿质元素的吸收是在细胞吸收矿质元素的基础上进行的。对于高等植物而言,从整体水平上认识它们对矿质元素的吸收,首要的问题是要了解根系如何从土壤中吸收矿质元素。

1. 根吸收矿质元素的部位　从图9-10可见,起初认为是分生区,但后来发现累积着大量离子,这是因为该部位没有输导组织所致。根毛区虽然累积的离子并不多,但因为该部位已分化完全,所吸收的离子大多被及时转移,所以根毛区仍是根尖吸收离子的主要部位。

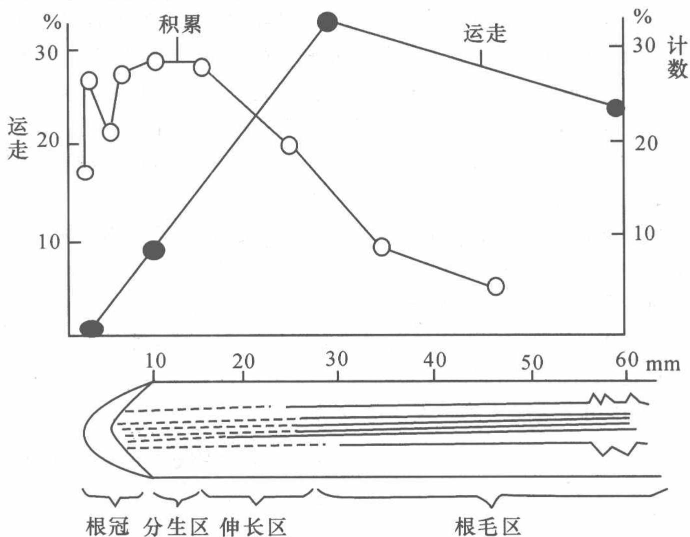


图 9-10　大麦根端简图
(显示根结构和吸收离子部位之间的关系)

2. 根部吸收矿质元素的过程　土壤中可溶性的离子,主要以两种形式存在,一种是存在于土壤溶液中的自由状态的离子,另一种是被吸附于土壤胶粒表面的离子。这两种形式之间,经常互相交换,处于动态平衡,两种状态的离子都能被植物所吸收。但是,以不溶性的固态存在的离子(如 $CaCO_3$ 中的钙)或分子状态(如叶绿素分子中的镁)存在的矿质元素,不能被根所吸收。

离子被根吸收并转运到中柱,有两条途径。一条途径是通过表皮细胞的质膜进入共质体,经过共质体转运到中柱。另一条途径是首先经过内皮层以外的质外体,然后通过皮层或内皮层的质膜,进入共质体,再转运到中柱。这两条途径同时存在于植物体中,在整个转运中各占多少比例,依赖于植物的生理状态、蒸腾速率和外部溶液中的离子浓度。在这两条途径中,有三个步骤需要讨论。

(1)离子进入自由空间

①自由空间的概念　为说明自由空间,先介绍图 9-11 的实验。将离体的玉米根浸入含有放射性铷的氯化铷($^{86}RbCl$)溶液中,开始根系吸收铷离子的速率非常快,但随后速率就变得缓慢了。如果在吸收进行1h之际,再将根浸入纯水中(图中箭头 1),会发现相当多的^{86}Rb会又从根中出来进入纯水中,这部分铷被称为可被水提取的部分。如果随后再将根放入 KCl 溶液中(图中箭头 2),又会有一部分铷可与溶液中的K^+发生交换,从根中出来进入水溶液中,这部分铷被称为可交换的部分。

这些现象的发生,是由于可被水提取的离子存在于细胞间隙和细胞壁的微纤丝之间的水相中,离子在这样的水相中可以自由扩散。所以当将根浸入纯水中,必会有 Rb 离子扩散出来。相应地这部分离子在根系中所占据的空间,叫做水自由空间(WFS)。在细胞壁中还有许多带负电荷的果胶质及细胞质膜外表面有许多带负电的蛋白质基团,它们具有吸引阳离子的能力。所以当将根再浸入 KCl 溶液中,也必会有部分

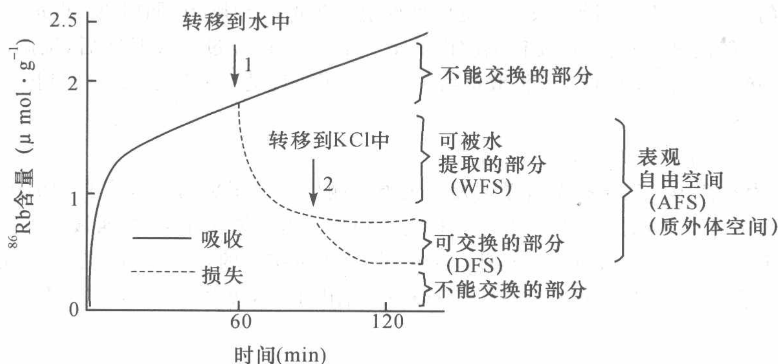


图 9-11 离体玉米根吸收^{86}Rb 的时间进程(自曹宗巽等)

阳离子(Rb)通过离子交换而被 K^+ 代换出来。相应的这部分可交换的离子在根系中所占据的空间叫杜南自由空间(DFS)。水自由空间和杜南自由空间合称为表观自由空间(AFS),可见表观自由空间实为质外体空间。

离子从土壤进入根细胞内部,首先就必须进入水自由空间和杜南自由空间。

②矿质离子进入杜南自由空间的过程　土壤中矿质离子一般通过两种方式进入根部杜南自由空间,即交换吸附和接触交换。

交换吸附:这是存在于土壤溶液中的矿质离子进入根部杜南自由空间的过程。根细胞呼吸作用产生 CO_2 和 H_2O 生成碳酸,电离成 H^+ 和 HCO_3^- 而被根杜南自由空间中带电的果胶质和细胞膜表面蛋白质基团所吸引。以 H^+ 与土壤溶液中的阳离子(如 K^+),以 HCO_3^- 与土壤溶液中的阴离子(如 NO_3^-)发生同性且等电荷数的离子交换,从而使土壤溶液中的矿质离子进入根部自由空间。矿质离子被吸附的这一过程由于存在交换的特点,故称为交换吸附。

接触交换:这是被吸附于土壤颗粒表面的矿质离子进入根部杜南自由空间的过程。土壤颗粒表面一般带负电荷,因而吸附的是阳离子。当根部与土壤颗粒的距离小于振动的空间时,土壤颗粒上的矿质离子可直接与根杜南自由空间中的 H^+ 或 HCO_3^- 发生同性且等电荷数的交换而进入根的杜南自由空间。这一过程称为接触交换。

上述两种方式的交换过程不需要代谢提供能量,温度、缺氧或代谢抑制剂对其直接的影响都很小。

(2)离子进入共质体　根据目前的资料,自由空间中的离子主要是通过主动运输和被动吸收的过程进入到植物根细胞内部的,其中以主动运输为主。

①主动吸收　自由空间中的离子有的可以通过主动运输经过细胞膜而进入共质体。这通常是最主要的离子吸收方式,因为根细胞内的矿质离子浓度往往要比细胞外高出成百上千倍。

②被动吸收　自由空间中的离子有的可以通过杜南平衡原理经过细胞膜而进入共质体。这一过程可以使细胞内的某离子浓度高出细胞外几十倍,如图 9-12。



	Cl^-浓度			K^+浓度		
	溶液中	细胞内	扩散动力	溶液中	细胞内	扩散动力
扩散开始时	0.02	0	浓度梯度	0.02	0.03	电驱动
扩散平衡时	0.02	0.01		0.02	0.04	
	$[K^+]_内\times[Cl^-]_内=[K^+]_外\times[Cl^-]_外$					

图 9-12 杜南平衡原理示意图

(图中 R 为大分子,各物质的数值单位是 mol/L,胞外液远多于胞内液,
胞外液和胞内液的物质及量的初始浓度是假设的且等渗)

杜南平衡是一种特殊的靠扩散作用(实为协助扩散)积累离子的现象。即某离子逆化学浓度梯度(但这时肯定是顺电势梯度的)向细胞内扩散;扩散的结果,膜两侧的这种离子的浓度不相等,但也达到了平衡。细胞内含有许多带电荷的不能扩散到细胞外的大分子化合物(如带负电的蛋白质,R^-),成为不扩散离子,它们可以与阳离子形成盐类(如蛋白质的钾盐,KR)。把这样的细胞放在某浓度的 KCl 溶液中,由于细胞内

没有或只有微量的 Cl^-，所以 Cl^- 沿着浓度梯度由外界溶液扩散入细胞内，同时 K^+ 也进入细胞内，以保持电中性。由于 R^- 不能向细胞外扩散，使得细胞内的 K^+ 得到积累，经过一段时间后，细胞内外离子扩散速度相等，达到平衡状态。此时，细胞内可扩散负离子和正离子浓度的乘积等于细胞外可扩散正、负离子浓度的乘积，称为杜南平衡。

即：$[K^+]_内 \times [Cl^-]_内 = [K^+]_外 \times [Cl^-]_外$

由此可见，杜南平衡中的离子扩散遵循的是半透膜两侧可扩散正负离子浓度乘积的平衡，也就是同时遵循电性平衡和渗透平衡，即电化学势平衡。这种离子积累不需要消耗能量，故属被动吸收。

根据杜南平衡原理，当可扩散离子达到杜南平衡时，这个可扩散的且具有与细胞内不能扩散的离子（如 R^-）相反电荷的离子（例中的 K^+）将会在细胞内累积；细胞内 R^- 浓度越大，就会有更多的阳离子逆着浓度梯度进入细胞而得到积累。

(3)离子释放到导管——主动运输　研究表明，矿质离子由外界进入表皮或皮层细胞的过程和离子从木薄壁细胞进入导管的过程，是由两种不同的蛋白质载体主动转运进去的，是两个独立的过程。人们进而推论离子由外界进入表皮或皮层细胞有一种离子泵，离子从薄壁细胞进入导管通过另一种离子泵。但也有人发现，在一些植物根中离子释放到导管中是通过协助扩散完成的。

根部所吸收的离子，有的在根部就被同化；有的仍以游离状态起着多种调节作用；而大多数离子则在导管内随蒸腾液流运往地上部分，在各个组织和器官中发挥作用。

综上所述，土壤中的矿质离子通过交换吸附和接触交换进入质外体的自由空间，而后通过主动吸收或被动吸收进入共质体，最后有一部分矿质离子通过载体主动运输释放到导管中。

（三）植物吸收矿质元素的特点

植物对矿质元素的吸收是一个复杂的生理过程。植物根系对土壤溶液中矿质元素的吸收有几个特点。

1. 对矿质元素和水分的相对吸收　大量实验表明，它们各自有其自身的规律，是两个既有联系，又相对独立的过程。

一般来说，蒸腾液流可作为矿质元素传送的一种载体。当水分随蒸腾液流上升时，可把矿质元素带到茎叶中去，使根部木质部中的盐浓度降低，有利于无机盐进入根系；而盐分的吸收又可引起细胞和导管渗透势的降低，这又促进了细胞对水分的吸收，所以它们是有联系的。

但是盐分的吸收以消耗代谢能量的主动吸收为主；而吸收水的水通道蛋白与各种矿质离子的载体蛋白不同，所以吸收水和吸收矿质元素又表现出相对的独立性。例如把种植在培养液中的黄瓜从光下转移到黑暗处，水分的吸收降低了，但同一时间内钾离子的吸收反而增加。

2. 离子的选择吸收　不同植物对离子的选择吸收不一样。例如将番茄和水稻分别培养在相同的培养液中，由图 9-13 可见，它们对氮、磷、钾的吸收都比较多，但番茄吸收钙、镁较多，而吸收硅较少；相反，水稻吸收硅较多，而吸收镁、钙较少。这可能与不同植物的载体性质与数量多少有关，是遗传的。

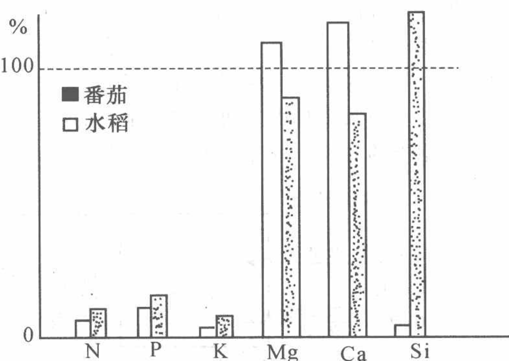


图 9-13　水稻和番茄对不同离子吸收的差异
（本图表示试验结束时，培养液中几种离子的浓度占开始试验时的浓度的百分比）

植物对于同一种盐类中的阳离子、阴离子也有选择性的吸收。例如把植物培养在含铵态氮如 $(NH_4)_2SO_4$ 的营养液中时，植物对 NH_4^+ 的吸收远远大于 SO_4^{2-} 的吸收。由于在吸收 NH_4^+ 时，根细胞必定有相同电荷的 H^+ 与之交换，所以溶液中的 H^+ 增加，pH 降低，故在植物生理学上可把 $(NH_4)_2SO_4$ 称为生理酸性盐。但是，把植物培养在含硝态氮如 $NaNO_3$ 的营养液中时，植物对 NO_3^- 的吸收量要比 Na^+ 的吸收多，而 NO_3^- 的吸收要和根系的 HCO_3^- 交换，因此溶液中 HCO_3^- 浓度提高，并形成了 $NaHCO_3$（弱酸强碱盐），从而使溶液呈碱性，故在生理学上把 $NaNO_3$ 称为生理碱性盐。同理，NH_4NO_3 为生理中性盐。

在一般情况下，由于土壤溶液里含有多种弱酸及其强碱盐类，也可能含有两性化合物如蛋白质、氨基酸等，所以具有强大的缓冲能力，生理酸性和生理碱性都不易表现。但在栽培实践中，仍要切忌长期单独使用

某一生理酸性盐或生理碱性盐，以防止土壤酸化或碱化。

3. 单盐毒害和离子拮抗

(1)单盐毒害　将植物培养在单盐溶液(如 KCl 溶液)中时，即使是植物必需的营养元素，即使其溶液浓度较低，植物生长都会异常并最终死亡。这种溶液中只有一种金属离子对植物起有害作用的现象称为单盐毒害。例如把海藻放在与海水的 NaCl 浓度一样的(甚至还低得多的)纯 NaCl 溶液中时，海藻就会积累 Na 离子，并表现为根停止生长，生长区的细胞壁黏液化，细胞破坏，最后变成一团没有结构的黏液。K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等任何一种金属离子的溶液都会发生这种毒害作用。产生单盐毒害的原因，有人认为是影响了原生质及质膜的胶体性质。

(2)离子拮抗作用　在发生单盐毒害的溶液中，如少量加入不同价的金属离子，这种毒害作用就会大大减轻甚至是消除，离子间的这种作用叫离子拮抗作用。由图 9-14 可见，用 $CaCl_2$ 或 NaCl 的溶液培养小麦，均可引起单盐毒害。而用两者的混合液培养，则会产生拮抗作用，根系生长趋于正常。若再增加 KCl，则根系生长更好。

图 9-14　小麦根在单盐溶液和盐类混合液中的生长状况
A. NaCl＋KCl＋$CaCl_2$　B. NaCl＋$CaCl_2$　C. $CaCl_2$　D. NaCl

根据各类盐类之间的关系和对植物的影响，可以选择几种必要的矿质元素，按一定浓度与比例配制成混合溶液，使植物生长良好。这种对植物生长有良好作用而无毒害的溶液，称为平衡溶液。对海藻来说，海水就是平衡溶液。对陆生植物来说，土壤溶液一般来说也是平衡溶液。

(四)矿质元素在植物体内的运输和利用

根系吸收的绝大部分矿质元素是以离子状态运输的，例如各种金属阳离子，NO_3^-、SO_4^{2-} 和 $H_2PO_4^-$ 等。但也有一些离子被吸收后，很快就在根内参与了某些同化过程，如 NH_4^+ 和 NO_3^- 大部分在根内先同化成天冬氨酸、天冬酰胺和谷氨酰胺等有机氮化物的形式再向上运输；磷元素主要以正磷酸形式运输，但也有少量的在根部先同化成磷酰胆碱、甘油磷酰胆碱等有机磷化物的形式再向上运输；硫元素的主要运输形式是 SO_4^{2-}，但也有少量的 SO_4^{2-} 先同化成蛋氨酸和谷胱甘肽之类的有机硫化物的形式再向上运输。金属元素则以离子形式向上运输。

1. 运输的途径和速度　根系所吸收的矿质元素可以沿着共质体途径径向到达中柱，或经过质外体途径运输到内皮层之外，再经内皮层的选择性吸收径向进入中柱。那么如何进行纵向运输呢？

如图 9-15 做实验。将砂基培养的柳树幼苗分成两组：一是处理组，把一段茎的韧皮部和木质部分离，在两者之间插入不透性的蜡纸，以防止物质的横向运输；二是对照组，仅把一段茎的韧皮部和木质部分开，

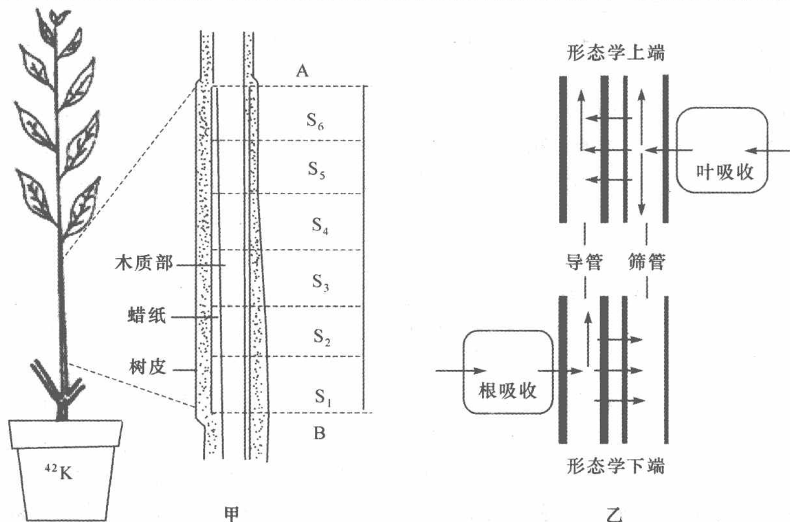


图 9-15　放射性钾(^{42}K)向上运输的试验(甲)及矿质离子的吸收和运输途径示意图(乙)

但不插蜡纸。给柳树根施以^{42}K,5h后测定^{42}K在柳茎各部分的分布。从表9-5可以看出:①处理组木质部含有大量^{42}K,而韧皮部含量甚微。表明根部所吸收的^{42}K是通过木质部导管向上运输的。②对照组韧皮部含有较多的^{42}K,两组分离部位的上部(A)和下部(B)韧皮部中含^{42}K都高。表明^{42}K从木质部横向运输到韧皮部也极活跃。

植物叶片等地上部分也可以吸收矿质元素,这是植物的根外营养,亦称叶片营养。那么,矿质元素是如何通过叶片进入植物体的呢?实验表明,矿质元素在溶液中,通过气孔和角质层的裂隙进入叶片内部。矿质离子进入叶片后,既可以通过韧皮部向下、向上运输,也可以横向运输到木质部后再向上运输(很少向下运输)。像N、P、K、Zn、B等都可以喷雾的形式喷到叶片上进行根外施肥。根外施肥在作物生长后期根部衰老时效果尤佳。

矿质元素在植物体内的运输速率为30～100cm/h。

表9-5　^{42}K在柳茎中的分布

部　分		韧皮部和木质部分离后,其间插入蜡纸(处理组)		韧皮部和木质部分离后,重新密切接触(对照组)	
		韧皮部^{42}K质量分数(10^{-6})	木质部^{42}K质量分数(10^{-6})	韧皮部^{42}K质量分数(10^{-6})	木质部^{42}K质量分数(10^{-6})
分离以上部分A		53	47	64	56
分离部分	S_6	11.6	119	87	69
	S_5	0.9	122		
	S_4	0.7	112		
	S_3	0.3	98		
	S_2	0.3	108		
	S_1	20	113		
分离以下部分木质部B		84	58	74	67

2.矿质元素在植物体内的分布与利用　矿质元素在体内各处的分布,与它本身在植物体内是否参与循环有关。

有些元素如钾进入地上部分后仍呈离子状态。有些元素如氮、磷、镁和硫虽然在体内已合成为各种有机物,但是当这些部位的生理状态改变(如叶片衰老)时,这些复杂的有机物又会解体,其中的矿质元素则会释放出来,又转运到新的器官和组织,这些元素便是参与循环的元素,它们可反复多次利用。当土壤供应能力下降时,这些参与循环、可再利用的元素就会集中到生长点和嫩叶等代谢旺盛的部位。因此,植物体内这些元素缺乏时,病症首先出现在老叶。

还有一些元素如钙、铁、锰等,植物吸收后在体内参与合成稳定的化合物,即被固定而不能再参与循环。因此随着器官的发育,它们将停留在已长成的器官中,故体内这些元素缺乏时,病症首先发生在幼叶等新生器官。

植物吸收的NO_3^-,先要还原成NH_4^+,才能被直接同化为氨基酸,再用于形成各种有机氮。固氮微生物吸收的N_2也必须还原成NH_4^+才能被植物吸收并同化为氨基酸。植物吸收的SO_2先要氧化成SO_4^{2-},才能在ATP、酶的共同作用下被同化到胱氨酸、半胱氨酸或蛋氨酸的分子中去,再用于形成各种有机硫。植物吸收的磷酸盐,既可以以离子的形式存在,也可以用于合成ATP或其他有机磷。

(五)合理施肥的生理基础

1.影响根系吸收矿质元素的因素　植物吸收矿质元素的种类和数量,主要取决于植物的遗传性,即使在完全相同的条件下,不同植物对矿质元素的吸收也绝不会相同。植物的年龄、根系的生长状况和代谢活性都会影响根系对矿质元素的吸收。

(1)温度和通气状况　温度和氧分压的高低不仅影响植物对矿质离子的主动吸收,也影响吸收后的同化。

(2)土壤溶液浓度　实验表明:在外界溶液浓度较低的情况下(图9-16中钾浓度在5mmol/L以下),离体大麦根吸收离子的数量与外界溶液浓度成正比。但当外界溶液浓度增高时,离子吸收速率与溶液浓度便无一定关系。这是因为溶液浓度高时,载体已呈饱和。因此在农业生产上,一次施用化肥过多,不仅使作物

严重脱水而灼伤，同时也是极大的浪费。

(3)土壤 pH

①土壤 pH 影响细胞内蛋白质的电离而影响矿质离子吸收　由于细胞质中的蛋白质是两性电解质，故在土壤溶液 pH 不同的情况下，根细胞内的蛋白质会带不同的电荷，并对离子的吸收产生直接影响。在弱酸性环境中，蛋白质带正电荷，有利于阴离子的吸收。相反，在弱碱性环境中，蛋白质带负电荷，有利于阳离子的吸收。

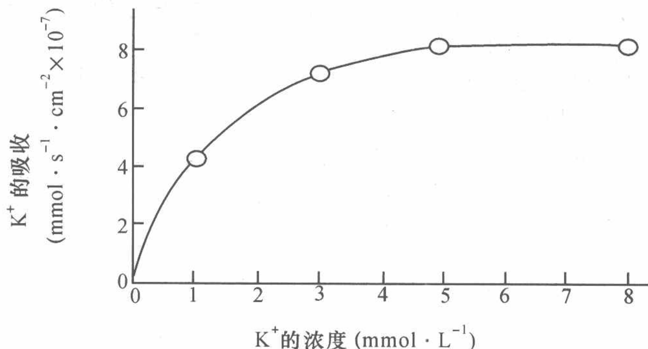


图 9-16　离体大麦根对钾的吸收和培养液中钾浓度之间的关系

②间接影响　土壤溶液 pH 对矿质元素吸收的影响，主要是间接影响。首先，它会影响矿物质元素的溶解度。由图 9-17 可见，N、P、K、S、Ca 及 Mg 在土壤 pH 为中性时有较大的有效性，Mn、B、Cu 及 Zn 几种微量元素在微酸性时有较大的有效性，而 Fe 在酸性环境时有效性较大。其次，土壤溶液 pH 还会影响微生物的活动。在酸性环境中，根瘤菌会死亡，固氮菌会失去固氮力。在碱性环境中，反硝化细菌发育良好，又降低了对氮素的利用。

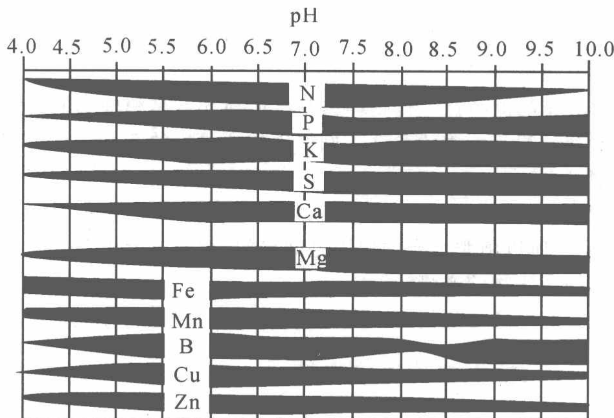


图 9-17　对植物营养有效性的影响
(水平带的厚度表示营养元素的溶解度)

一般作物生长的最适 pH 为 6～7。但有些作物(如马铃薯、茶、烟草)适合生长在较酸性的环境中，而甘蔗、甜菜等作物适于较碱性的环境。

2. 作物的需肥规律

(1)不同作物需肥不同　人们对不同作物需求的经济器官不同，不同作物对矿质元素的需求也有所差别。例如禾谷类作物，它的经济器官是籽粒，要多施磷肥，以利籽粒饱满；叶菜类作物，要多施氮肥，以利叶片肥大；根茎类作物，要多施钾肥，以利地下部分累积糖类。即使同一作物，由于生产目的不同，施肥也应不同。例如大麦，供粮食用的要追施氮肥；但如供酿造啤酒用，则后期不宜追氮，这是因为籽粒蛋白质增高，反而有碍酿酒。

(2)作物的不同时期需肥不同　一般说，矿质元素吸收量与作物的生长之间有着密切关系，两者平行发展。在种子萌发和幼苗阶段，吸收量较少。随着幼苗成长，吸肥量渐增。到花开结实期，对主要矿质元素的吸收达到高峰。此后随着生长的减弱，吸收也下降，至成熟时，则停止吸收。但应注意作物的生长特性，有的作物如稻、麦、玉米等，开花后营养生长基本停止，后期吸收很少，因而施肥应重在前、中期；但有的作物如棉花，开花后营养生长与生殖生长同时进行，故后期也应追肥。

作物需肥较少，但并不一定对矿质元素的缺乏不敏感。相反许多作物生长初期，需肥量不大，但对元素的缺乏却很敏感。一般常将作物对缺乏矿质元素最敏感的时期称需肥临界期。若此时缺肥，就会严重影响作物的生长。即使以后增施肥料，也为时已晚，形成小老苗。

3. 合理施肥的指标

(1)形态指标　形态指标包括叶色、茎色、长势(生长速率)和长相(株型及叶型)等。例如叶色深浅反映体内氮素代谢水平,是体内营养状况的最灵敏指标。

(2)生理指标　形态的变化往往落后于生理的变化,人们在注意形态指标的变化时,也在寻找适宜的生理指标。

①叶片营养元素含量　图 9-18 表明了作物组织中矿质元素的含量与产量的关系。可以看出在一定范围内,随着营养元素浓度的升高,产量就不再上升了。当浓度更高时,就会发生毒害,并导致产量的降低。因此人们特别注意寻找各种作物施肥的临界浓度。所谓临界浓度是指获得最高产量的矿质元素的最低浓度。当然这要根据作物、生长发育时期的不同,元素的种类及不同的栽培条件,经过大量的统计工作才能确定。

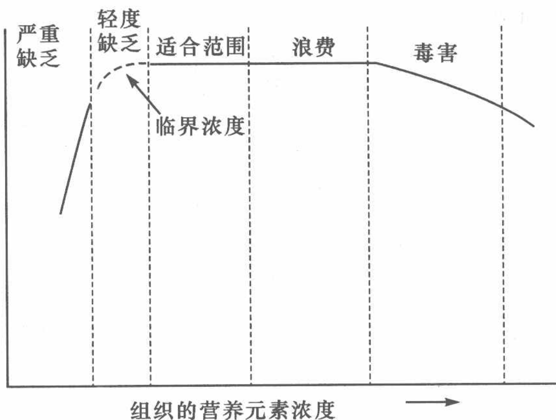


图 9-18　组织营养元素浓度与产量关系的图解

②叶绿素含量　叶绿素含量和体内含氮量基本上是一致的。在土壤中氮肥量变化后的 3～5 天,叶绿素的含量就随之变化。

③酰胺含量　当氮素水平高时,氮会以酰胺状态贮藏,因此酰胺含量可作为体内氮素水平的良好指标。

④酶的活性　作物体内某些矿质元素是酶辅基的组成部分,或是酶的活化剂。某些矿质元素的缺乏必然会影响某些酶的活性。例如硝酸还原酶的活性下降,说明可能缺钼;多酚氧化酶的活性下降,说明可能缺铜等。

最后需要强调指出,植物体内大部分干物质都是通过光合作用形成的,矿质元素仅占干重的 5%～10%,所以施肥增产的原因是间接的,是通过无机营养来改善作物的光合结构和光合产物的运输与积累,从而提高作物的产量。

此外还必须指出,植物吸收的矿质营养全部用于各种生命活动,不像吸收的水那样会有丢失。

三、植物体的气体交换

植物体与外界进行气体交换是通过植物体表进行的。与气体交换有关的植物体表的结构主要有幼茎和叶的表皮的气孔器、老茎周皮上的皮孔。幼根的根毛和表皮细胞因为没有木栓化也可以与土壤中的空气直接发生气体交换。老根表面已经木栓化,不能与土壤中气体直接发生交换,但是植物内部细胞与细胞之间多有充满气体的间隙,这些间隙互相连通形成一个有效的运输网,气体在这些空隙中可扩散而到达植物体的各个部分。能够调控气体交换的结构只有表皮上的气孔器。

四、植物体内的物质运输

(一)水和矿质离子的运输

在植物体内的细胞之间运输,水和矿质离子可以在质外体和共质体中扩散,水还可以通过渗透作用经过细胞膜,矿质离子可以通过主动运输和协助扩散经过细胞膜。

在植物体内的长距离运输主要通过导管(被子植物)或管胞(裸子植物和蕨类植物),并且矿质离子是溶解在水中一同被运输的。具体的运输原理和过程在本节的"植物的水分代谢"和"植物的矿质营养"中已作过介绍。

(二)有机物质的运输

1. 有机物质运输的研究方法　如果供给植物 $^{14}CO_2$,追踪其光合作用的产物,就可发现在靠近叶的茎韧皮部中很快出现带有放射性的糖。这就证明植物叶中光合作用的产物是由韧皮部运输的,运输有机物质的管道是筛管(被子植物和少数蕨类)或筛胞(裸子植物和多数蕨类)。

对于有机物质的运输机制，我们了解得很少，筛管刺激的高度敏感性长期阻碍人们对筛管运输功能的研究。到20世纪50年代，人们发现，有些昆虫如蚜虫等，以口器插到筛管之中吸取养料时，植物细胞的生理功能竟不受影响（图9-19）。

于是植物生理学家做了这样的尝试：在蚜虫口器刺入茎内之后，设法将蚜虫的身体切去，只留插在茎上的口器，利用蚜虫的口器采取样品。果然，韧皮部的汁液从口器内源源流出，可达数天之久。这一发现不但使人分析韧皮部汁液成为可能，也同时说明韧皮部内的液体是处在一定的压力之下的。利用这一技术以及同位素示踪技术，人们就可研究韧皮部运输物质的性质和运输的方向了。

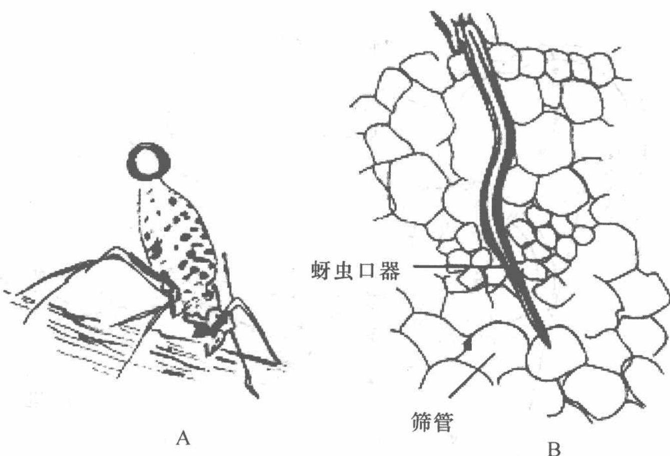


图9-19　利用蚜虫的口器研究韧皮部的运输
A. 蚜虫口器插入枝条
B. 口器穿过表皮、皮层而进入一个筛管分子

2. 有机物运输的主要形式和途径　通过分析靠近叶部的茎韧皮部的液体得知，其中所含溶质浓度可高达25%，这一浓度相当于动物血浆浓度的5倍。在这25%溶质中，约90%是糖类，主要是蔗糖；其余10%是各种氨基酸、其他有机物质如激素等，以及一些无机盐类如K^+等。这些都是由韧皮部负责运输的物质。

韧皮部液体中的含糖量在运输途中逐渐降低。这一方面是由于糖类沿途为各组织所取用，另一方面是由于沿途细胞水分不断渗入之故。水的不断渗入是重要的，没有水的渗入，韧皮部的液流就将枯竭，水不断渗入，才保持韧皮部液流能够到达根部。

3. 有机物运输的重要特点和规律　与木质部的单向运输不同，韧皮部的同一筛管或筛胞是可以同时双向运输有机物的，并且体现在有机物的运输方向上，首先满足植物体的生长中心需要，以及往往优先运往最邻近的同侧的生长中心，也就是"就近收集就近供应，同侧运输，优先供给生长中心"。

生长中心是植物体在某一生育期生长旺盛、新陈代谢较强的器官和组织。如棉花在营养生长期，茎尖和根尖的分生组织和幼叶是生长中心，获得有机物的能力最强；在开花结铃时，不同部位的棉铃所需的营养物质主要由最邻近的叶片供应。生长中心之所以具有较强的获取有机物质的能力，是因为生长中心富含生长活跃物质，它是调节运输方向的重要内因。

有些植物的块根、块茎、果实和种子等贮藏器官，贮藏大量的有机物，绝大部分主要是由叶片运来的。因为这些贮藏器官在发育初期生命活动很旺盛，有取得有机物较强的能力。当有机物运到以后，从可溶性的、比较简单的状态转变为不溶性的高分子状态，如淀粉、脂肪和蛋白质等贮藏起来，因而促使有机物源源不断地向贮藏器官转移。

4. 有机物运输机制　有机物在韧皮部的筛管或管胞中运输机制可以用"筛管的装卸机制"和"压力流动假说"来说明。

（1）筛管的"装卸"机制——主动运输　筛管的装卸包括：筛管从制造营养物质的器官收集"装载"物质，运送到机体各处：需要或贮存营养物质的器官组织，如生长尖、根等处，再将这些物质"卸下"，交给这些器官。

如图9-20所示，叶肉细胞中的蔗糖分子可通过共质体和质外体途径进入叶脉的筛分子中。通过共质体途径是直接进入筛分子中的，而通过质外体途径到达筛管分子膜外再经主动运输方式被吸收到筛分子中。

实验证明，在叶脉中蔗糖含量比叶脉外液体（即细胞间液）高得多，但氨基酸等小分子物质的含量却和细胞间液一样。由此可知，蔗糖是通过主动运输进入筛管，其他小分子物质则是通过顺浓度梯度而协助扩散进入的。蔗糖分子主动运输进入筛分子实质上是在H^+驱动下的共运输完成的，如图9-21。而进入筛管

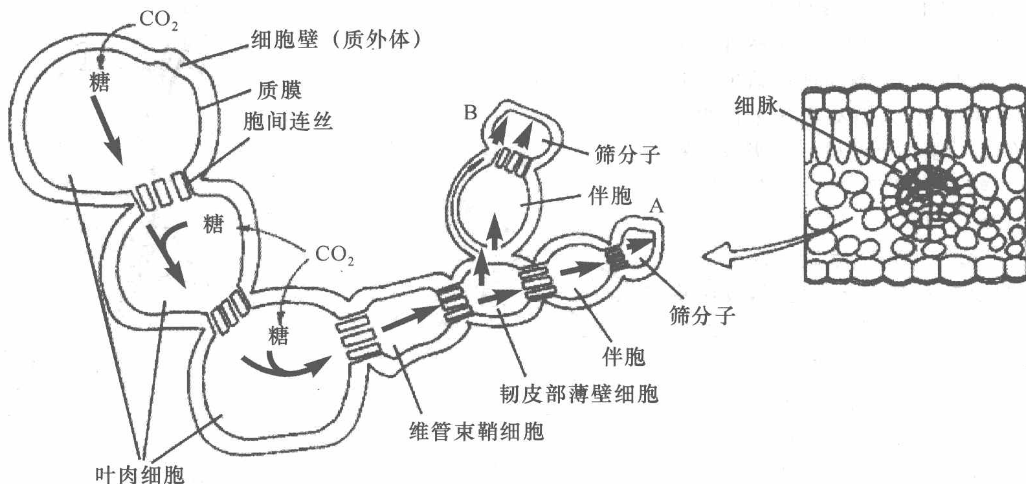


图 9-20　韧皮部装载的可能途径

A. 糖通过共质体途径由叶肉细胞直接运输到筛分子中

B. 糖在某处进入质外体走质外体途径直到伴胞后才被主动吸收到筛分子中

的糖则不断地随筛管中的液体流而运走。

韧皮部中"装载"了营养物质的液体在运到生长尖、根等器官后，液体中的蔗糖等物质也是通过耗能的主动运输（共运输）而转移到这些器官的细胞中去的，所以筛管的装和卸的机制是一样的，但方向相反。在这些器官中，它们或作为能源而被消耗，或转化为淀粉、油类等而被贮存，或作为原料而供植物的生长分化所用，如糖类是细胞壁的原料，氨基酸供结构蛋白合成之用等。

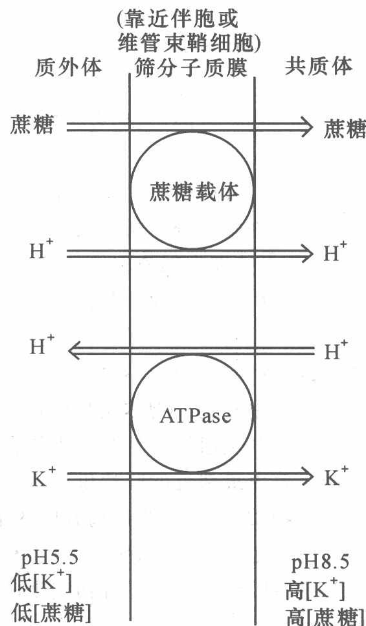


图 9-21　蔗糖—质子共运输

(2)筛管运输的机理　植物运输有机分子的速度是相当高的，可高达 100cm/h。这样高的运输速度，单凭扩散显然是办不到的。于是研究者提出一些学说来加以解释，其中以压力流学说最为大多数学者所接受。

①压力流学说　这是德国 E. Munch 于 1930 年提出的，几十年来得到了不断的补充。图 9-22 是压力流学说模型。2 个半透膜性质的水能透过但糖分子不能透过的空心球，以 U 形玻管连通。左球内充以有色的浓蔗糖溶液，右球和 U 形管中均充以清水。将两球放入清水玻璃缸里。不久，清水由于渗透作用而进入左球，从而使左球中糖水体积陆续增加而从连通其间的 U 形管流向充满清水的右球。如果把这个装置扩大成一连串的半透膜性的球，互以玻璃管相连，第一个球内充满糖液，其余各球都充满清水，一同浴于清水中，第一个球中产生的压力可以把糖液压入第二个球；同样道理，第二个球内糖的含量增加了，又把糖液压入第三个球，在整个系统中形成一个糖浓度的梯度。如果不断给第一个球补充浓蔗糖溶液，同时不断从最后一球取走流过来的含蔗糖液体而换以清水，蔗糖液就不断从第一个球顺序向后面各球流入。这一模型中的液流可以比作筛管的运输。叶制造糖，糖经过筛管"装载"端的主动运输而进入筛管。生长尖以及根等贮存器官需要糖，糖从筛管的"释放"端通过主动运输而流出。这样就造成了一个从"装载"端到"释放"端的蔗糖浓度梯度，如上述模型的 U 形管中的蔗糖浓度梯度一样，驱使蔗糖液从高浓度一端流向低浓度一端。只要这个浓度梯度保持不变，也就是说，只要叶不断供应蔗糖，根等器官组织又随时收存蔗糖，筛管又可随时从周围组织获得所需的水（图 9-22 右），筛管中的这一运输就会不断进行。

所以，按照压力流学说，韧皮部液体的流动是靠产糖端的压力"推"向另一端的。这和木质部的运输不同，木质部水液的流动主要不是靠根部的压力，而是靠叶蒸腾作用"拉"上来的。

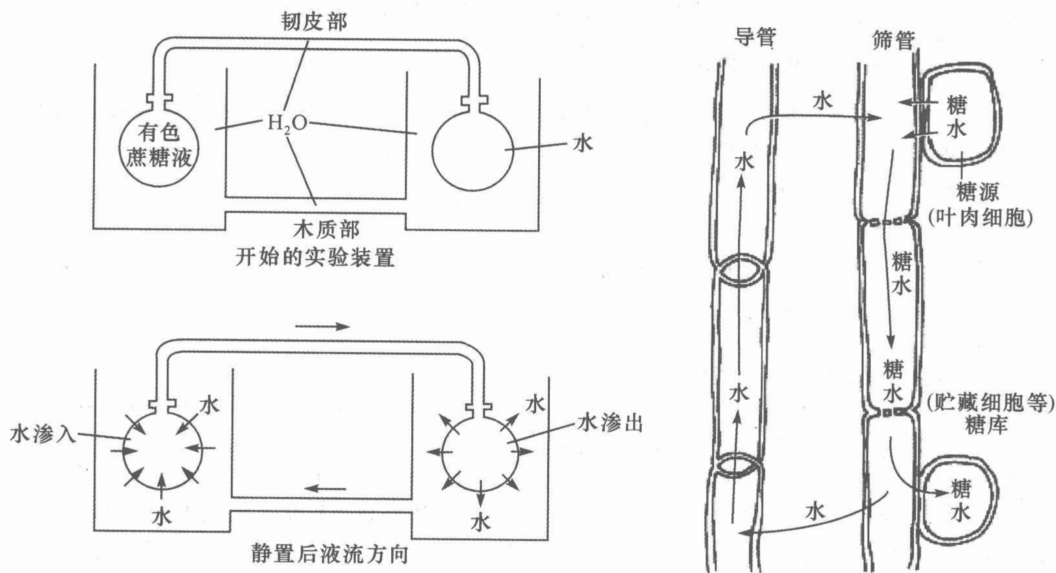


图 9-22　压力流学说模型(左)和糖的运输机制(右)

如果压力流学说正确,植物韧皮部液流应是有压力的。蚜虫口器刺入韧皮部后,液体可源源不断从口器流出,说明液流果然有压力。如果压力流学说正确,则白日光照时,蔗糖不断产生,液流应该更快;夜间光合作用停止,液流应该更慢,测量的结果果然如此。此外,生长在黑暗中的植物,一般不能运输激素;光照后,激素才逐渐被运输,这一现象也支持压力流学说,因为白日光合作用产生糖,才能产生压力流,激素等物质才能随压力流而运至植物各部。但是,至于单一筛管能否可同时进行双向运输的问题至今仍未解决,现在只能证实叶柄同一维管束邻近不同筛管可以双向运输。

②其他学说　包括胞质泵学说和收缩蛋白学说等。20 世纪 60 年代,英国 R. Thaine 等支持胞质泵学说,他们认为筛管中的各个筛分子内的细胞质存在几条长丝,纵向连接成束,靠这些成束的蛋白质丝的收缩和舒张,使整个筛管内的细胞质发生环流,这样蔗糖等有机物就会得到运输。收缩蛋白学说认为,筛管管腔内有许多具收缩能力的韧皮蛋白(P 蛋白),能分解 ATP 并产生收缩和伸展,促进有机物运输。

综上所述,有机物在植物体的细胞间运输通过共质体扩散进行,长距离运输通过筛管或筛胞运输,经过细胞膜主动运输(共运输)进行。根据筛管的“装卸”机制和压力流动学说可知,有机物的长距离运输的动力是由 ATP 提供的。有机物的运输受温度和生长素、脱落酸等植物激素的影响,受硼、磷、钾等矿质元素的促进。

(三)营养物质的分配规律

营养物质的分配受营养物质的供应能力、竞争能力和运输能力 3 个因素的影响。供应能力就是指根吸收的水和无机物,以及同化组织所产生的光合产物能否输出及输出多少的能力。竞争能力由植物体的某些器官对营养物质的需要量来决定,一般生长旺盛、代谢较强而本身同化产物不足的部分,如生长中心的竞争能力都是较强的,就像植物在开花结实时,生殖器官都会成为竞争能力最强的器官。运输能力包括输出和输入部分之间的输导系统联系、畅通程度和距离远近。一般来说,营养首先满足自身需要,有余才外运并优先供应竞争能力强的、维管束直接联系的、近距离的部分。

第二节　植物的生长发育和繁殖

种子植物的个体发育从种子的发育开始,当种子成熟后,在适宜的外界条件下种子萌发形成幼苗;由此进一步发育,形成具有根、茎、叶分化的植物体。当植物体发育到一定阶段(一年生和二年生植物)或季节(多年生植物)时,顶芽或侧芽由营养生长向生殖生长转化,分化形成花芽,再进一步形成花、果实和种子。

在种子中孕育着新一代的植物体，至此种子植物完成了个体发育的生活周期。

一、种子的萌发和幼苗的形成

种子形成幼苗的过程叫种子的萌发。种子是有生命的，在胚已充分成熟的情况下，将其播撒在适宜的条件下，种子内部经过一系列的生理生化变化，胚开始生长发育，形成幼苗。

（一）种子的寿命和休眠

1.种子寿命及其影响因素

(1)种子的寿命　种子的寿命是指在一定条件下种子保持生活力最长的期限。种子的生活力表现在胚是否具有生命。了解种子是否具有生活力，常用测定种子发芽率的方法。一般种子都能在较长时期内保持生活力。

(2)种子寿命的影响因素　不同植物种子的寿命有一定的差异，长者可达百年以上，如古莲，有记载曾在考古发掘物中得到已超过千年的古莲种子仍有生活力；寿命短者仅能存活几天或几周，如柳树和槭树等。

①内因　遗传条件和种子的成熟程度。未完全成熟的种子容易丧失其生活力。

②外因　贮藏条件，主要是温度、湿度和 O_2 条件。贮藏条件对种子的寿命有很大的影响，一般在干燥、低温条件下，种子呼吸弱，代谢降低，消耗少，可以延长种子的寿命。若温度高，湿度大，则呼吸作用加强，消耗大量贮藏物质，种子的寿命自然就短。极端环境，如过于干燥的条件也不利于种子保持生活力，因为这时种子的生命活动完全停止。

2.种子休眠及其原因

(1)种子休眠及其生理特点　有些植物的种子成熟后在适宜的条件下也不能萌发，必须经过一段相对静止的时期才能萌发，这一特性称为种子的休眠。处于休眠期的种子，其内的新陈代谢活动十分微弱。

(2)种子休眠的原因　种子休眠的原因在不同植物有所不同。主要可能有以下的原因：

①种皮的机械障碍作用　有些种子种皮厚而坚硬，而且可能还被有蜡质或角质层，阻碍了水分、空气的进入和胚内抑制物的排出，也可能对胚有一定的机械障碍作用。如红松种子，自然状态下通过微生物缓慢的分解作用，种皮软化；林业生产上利用机械方法擦破种皮或浓硫酸处理，使种皮软化，达到通气、透水的目的，从而打破休眠。

②胚发育未完全　有的植物在种子脱离母体后，其内的胚尚未发育完全，如银杏种子，收获时种子内的胚为一团没有分化的细胞，仍处在原胚时期，须经过数周或数月胚成熟后才能萌发。

③胚生理上未成熟　有的胚虽已分化，形态结构完整，但生理上尚未成熟，须经过一段时期完成一些生理生化反应才能达到成熟，这称后熟。

④种子或果实内存在某些抑制物质　在有些植物中，种子或果实内存在某些抑制物质，如脱落酸、有机酸和植物碱等等，只有当这些物质消除后才能萌发，如番茄果实内的有机酸。

(3)种子休眠的意义　休眠是种子的一种有利的适应特征。秋天种子成熟后若立即萌发、生长，幼苗难以度过严酷的冬季，休眠可以使种子以低代谢的状态存在于土壤中，第二年春天萌发；而不休眠的种子，常在生产上带来损失，小麦和水稻没有休眠，收获季节如遇高温多雨天气，种子在植株上萌发，造成粮食品质下降和减产。

（二）种子萌发的条件

1.内部条件　胚必须完整、活的且未休眠。

2.外部条件

(1)充足的水分　水参与胚、胚乳细胞的生化反应，促进胚细胞恢复旺盛的生命活动而发生分裂；水使种皮变软，使胚芽胚根易突破种皮，也有利于胚与外界进行气体交换。

(2)充足的空气　O_2 是细胞进行有氧呼吸的条件，有氧呼吸为细胞生命活动供能(图 9-23)。

(3)适宜的温度　适宜的温度条件是细胞进行旺盛生命活动所必需的。因为种子萌发过程有许多的生化反应，而每个生化反应往往都必须有酶的参与，酶促反应就必须有一定的温度条件。

上述三个条件是种子萌发的必要条件。有少数植物如烟草、莴苣和杜鹃等的种子萌发还需要光作为必要条件之一，称为需光种子；相反，如西瓜、洋葱、番茄、苋菜、菟丝子等植物的种子萌发一定要在黑暗条件下才能进行，称为需暗种子。

（三）种子萌发的过程

种子萌发形成幼苗的过程是一个复杂的过程。首先，干燥的种子吸足了水分，坚硬的种皮软化，酶合成和激活，呼吸作用加强，子叶或胚乳中的贮藏性营养物质分解成简单物质运往胚，胚细胞吸收这些营养物质后，细胞分裂并开始生长，图 9-24。胚根和胚芽相继顶破种皮，以后胚根继续向下生长，形成主根，继而形成根系；而胚芽向上生长形成茎叶系统。在突破种皮过程中，通常为了保护柔弱的顶端生长点，下胚轴或上胚轴形成一个弯钩（图 9-25A），使胚芽向上伸出时免遭土壤的损伤，把胚芽或连同子叶一起推出土面。禾本科植物种子在萌发时，胚芽鞘和胚根鞘首先突破种皮，保护其内的胚芽和胚根，然后胚芽和胚根再突破胚芽鞘和胚根鞘继续生长。

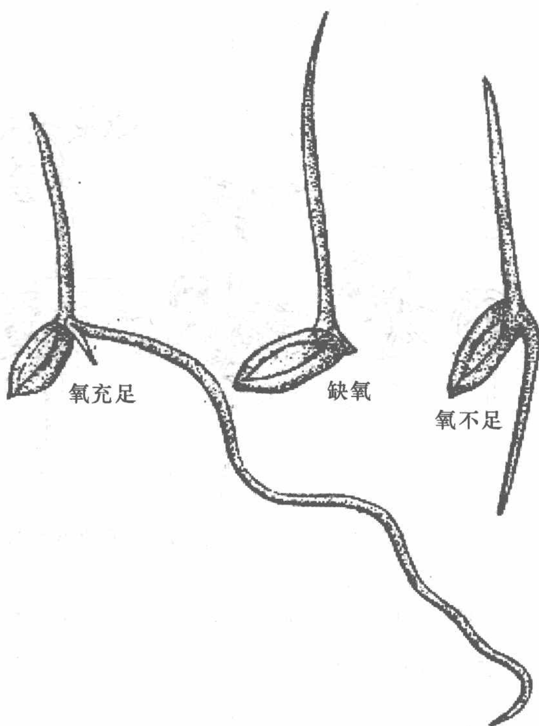


图 9-23　水稻谷粒萌发五天后幼苗的形态

（四）幼苗的类型

根据种子萌发时胚轴的伸长情况不同，以子叶是留在土里还是露出土面为标准，将幼苗分为子叶出土的幼苗和子叶留土的幼苗，如图 9-25。

1. 子叶出土的幼苗　这类植物的种子在萌发时，下胚轴迅速伸长，将上胚轴和胚芽一起推出土面，结果子叶出土，如棉花、大豆、菜豆和蓖麻。这些幼苗在真叶未长出前，子叶见光后，细胞内产生叶绿体，可以进行光合作用。一般的子叶出土型幼苗，种子不宜深播。

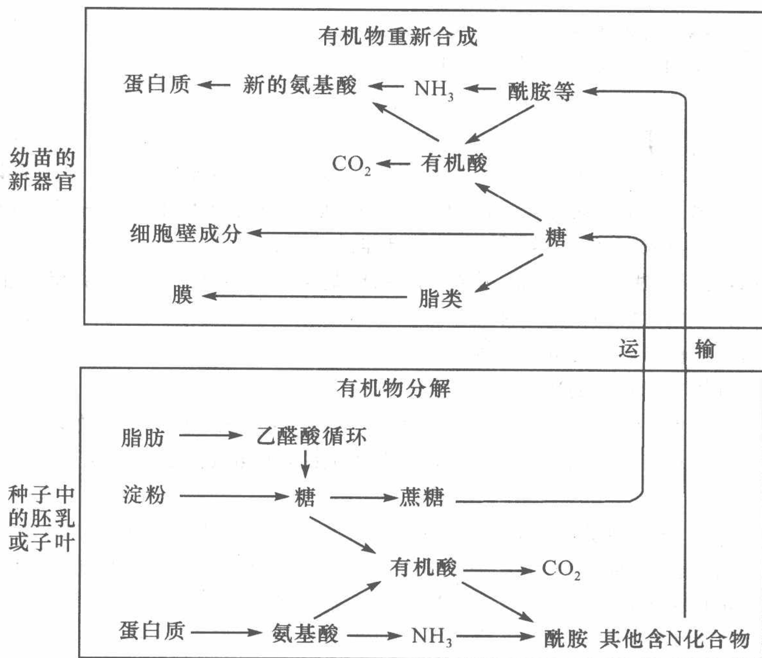


图 9-24　种子萌发过程中的物质转化

2. 子叶留土的幼苗　这类植物的种子在萌发时，上胚轴伸长，而下胚轴则不伸长；结果使子叶留在土壤中，如玉米、小麦、水稻和蚕豆。子叶留土的幼苗其子叶作为供给营养物质的器官，在养料耗尽后脱落死亡。

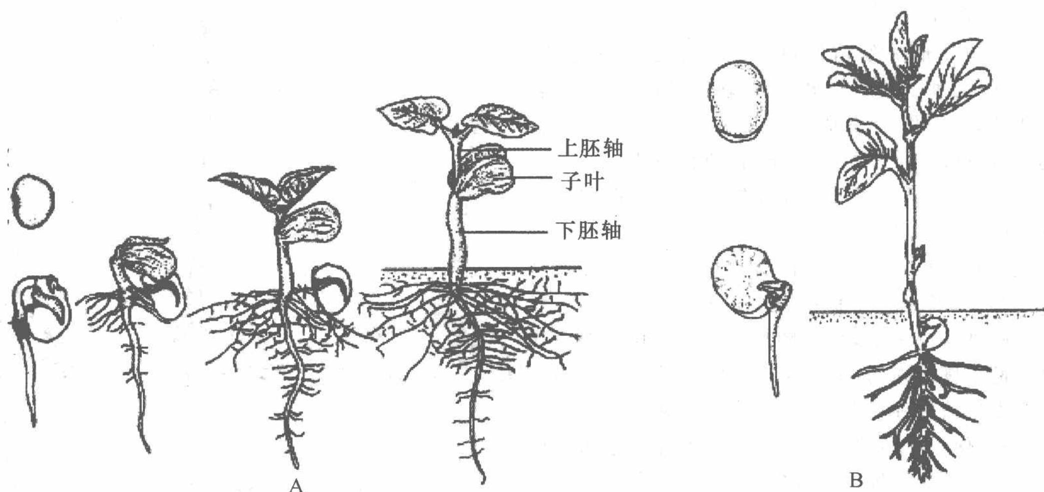


图 9-25　子叶出土的幼苗与子叶留土的幼苗
A. 菜豆　B. 蚕豆

这一类植物可以适当深播，以得到更多的水分和养料。

二、植物的繁殖

（一）植物的繁殖类型

种子植物幼苗进行了充分的营养生长后便进行生殖生长。植物产生新个体的现象称繁殖。生殖是指以生殖细胞发育成为下一代新个体的方式。生殖与繁殖两词虽然可以通用，但繁殖一词的含义较广。植物的繁殖方式可分为营养繁殖、无性生殖和有性生殖三种类型；也有人分为无性繁殖（包括营养繁殖和孢子生殖）和有性生殖两大类，本书采用前一种分类方法。

1. 植物的营养繁殖

(1)植物营养繁殖的普遍性　植物的营养繁殖是植物营养体的一部分从母体分离开（在有些情况下不分离开）直接形成新个体的繁殖方式。植物界中普遍存在着营养繁殖，如单细胞藻类植物以细胞分裂的方式产生新的个体；多细胞的藻类植物体发生断裂，每一裂片形成一新个体；在被子植物中，营养繁殖也极为常见，特别是多年生植物，植株上的营养器官或脱离母体的营养器官具有再生能力，或能生出不定根、不定芽，发育成新的植株，还有一些植物的块根、块茎、鳞茎、球茎及根状茎有很强的营养繁殖能力，所产生的新植株在母体周围繁衍，形成大群的植物个体。

(2)植物营养繁殖的特点　①营养繁殖往往比用种子繁殖的速度快。②营养繁殖是无性的过程，所产生的后代变异小，与母体有很相近的遗传性状。

(3)人工营养繁殖技术　长期以来，人们利用上述这一特性繁殖植物，创造了许多人工营养繁殖技术，如扦插、压条、嫁接等，建立在植物细胞全能性的理论基础上的植物细胞与组织培养技术成为植物快速繁殖的有效途径。

2. 植物的无性生殖　植物营养生长到一定时期，进入生殖生长阶段，产生具有繁殖功能的细胞，这些细胞不经两性的结合可直接发育成新个体，这种生殖方式为无性生殖。这种具有生殖功能的无性细胞称为孢子，因而这种无性生殖也称为孢子生殖。藻类、苔藓、蕨类植物的孢子生殖发达且不产生种子，称孢子植物（多数孢子植物也有有性生殖）；种子植物虽通过有性过程产生种子，但也会产生孢子，具有无性过程。

植物的营养繁殖和孢子生殖都是无性的方式，不经过有性过程，其遗传物质来自于单一亲本，子代的遗传信息与亲代基本相同，有利于保持亲代的遗传特性；无性过程的繁殖速度快，产生孢子的数量大，有利于大量快速地繁衍种族；但是，无性繁殖的后代来自于同一基因型的亲本，生活力往往会有一定程度的衰退。

3. 植物的有性生殖　有性生殖是通过两性细胞的结合形成新个体的一种繁殖方式。有性生殖最常见

的方式是配子生殖。植物体产生的性细胞为单倍体，称为配子，两个异性配子结合形成合子，由合子发育形成新个体。根据两配子间的差异程度，有性生殖可分为三种类型：

（1）同配生殖　同配生殖的两种相互结合的配子，其形态、结构、大小、运动能力相同，从形态上难以区分其性别，用“＋”、“－”号表示。在衣藻属中，已证实形态相同的“＋”、“－”配子有不同的表面识别蛋白，可相互识别，“＋”与“－”配子才可以结合。同配生殖是较原始的方式（图 9-26A），植物界中这种生殖方式存在于较低等的藻类中。

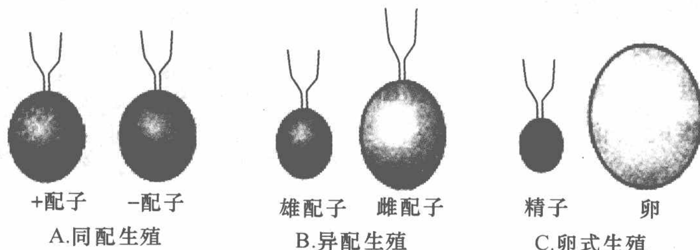


图 9-26　植物有性生殖的方式

（2）异配生殖　异配生殖时，植物产生的两种配子形态结构相同，但配子的大小不同，较大的为雌配子，较小的为雄配子，只有这两种配子方可结合为合子。空球藻属的有性生殖为异配生殖（图 9-26B），这种生殖方式也多见于低等的藻类。

（3）卵式生殖　生物进化过程中，两性配子进一步分化，不仅大小不同，在形态、结构和运动能力等方面也出现了明显的差异，雌配子较大，常为卵形，无鞭毛，不具运动能力，特称为卵；雄配子较小，细长，有些种类具鞭毛，可运动，特称为精子。精子与卵的融合称为受精作用，受精后的合子称为受精卵，由受精卵发育成植株，这种生殖方式称卵式生殖。高等植物均行卵式生殖，但藻类植物的很多种类也有卵式生殖（图 9-26）。

在一些藻类等低等植物中，还存在接合生殖、配子囊交配和体细胞交配等其他方式的有性生殖。

有性生殖中，配子是单倍体，合子为二倍体，合子含有两个亲本所提供的遗传物质，由合子发育形成的新个体具有一定的变异性，种群对环境具有较强的适应性。

4. 植物的生活史与世代交替　植物从生长发育的某一阶段开始，经一系列生长发育生殖过程，产生下一代后又重现了该阶段的现象称为生活周期或称生活史。

某些低等的植物生活史仅具有营养繁殖或孢子生殖。有些低等植物仅有有性生殖，如褐藻门中的鹿角菜等。

无性生殖和有性生殖对植物的种族繁衍和发展各有其有利的一面。在长期演化过程中，植物生活史中出现了两种个体，一种是能产生配子，行有性生殖的配子体，配子体是由孢子发育形成的，为单倍体；另一种是能产生孢子，行无性生殖的孢子体，孢子体是由合子发育形成的，为二倍体。我们把第一个阶段称为配子体世代，又称有性世代；第二个阶段称为孢子体世代，又称无性世代。两个世代有规律地交替出现，称为世代交替（图 9-27，各类植物的世代交替具体特点参见第八章）。

藻类植物中较高等的类群如绿藻、褐藻和红藻的一些种类具世代交替，而高等植物都有世代交替。大多数植物营固着生活，世代交替有利于其适应变化的外界环境，有性世代与无性世代的交替出现保证了植物可产生数量多、适应性强的后代，以确保种族的繁衍与发展。

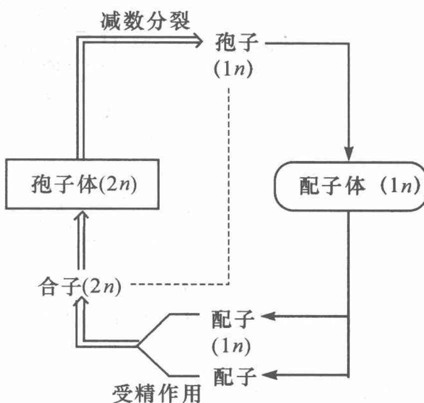


图 9-27　植物世代交替的主要过程

（二）被子植物的生殖结构与发育

1. 雄性生殖器官的结构与发育　雄蕊包括花药和花丝两个部分。花丝一般细长，中央是维管束。花丝的功能是支持花药，使花药在空间伸展，有利于花药的传粉，并向花药转运营养物质。花药又称小孢子囊，

是雄蕊产生花粉的结构。一般被子植物的花药有四个花粉囊，花粉囊由花粉囊壁包围，内部含有大量花粉(图 9-28)；左右两侧花粉囊之间是薄壁细胞构成的药隔，药隔中的维管束与花丝维管束相连。当花粉成熟时，药隔每侧的两个花粉囊相互连通。

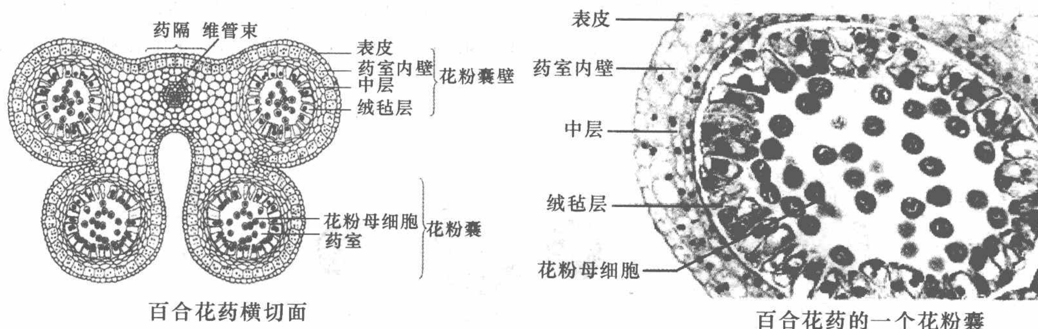


图 9-28 花药的结构

(1)花药的发育 在花器官发生过程中，雄蕊原基自花托上产生，并由此产生花药原始体。在花药原始体的四个角隅处的表皮以内形成 4 组孢原细胞。孢原细胞进行平周分裂，形成两层细胞，外层为初生壁细胞，此层细胞以后参与花粉囊壁的发育，内层是造孢细胞，以后发育成花粉母细胞(图 9-29)，后者进一步发育形成花粉。花药原始体中部的细胞将发育形成药隔和维管束。

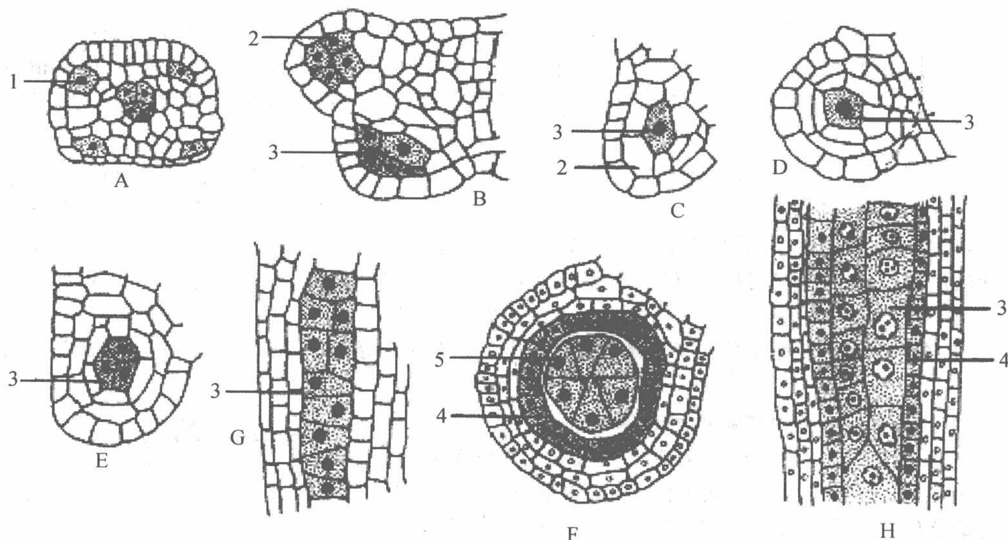


图 9-29 小麦花药的发育各期

A. 花药横切面，表皮下有孢原细胞 B. 孢原细胞分裂成初生壁细胞和造孢细胞

C—F. 花药壁的发育与花粉母细胞的形成 G—H. 花药纵切

1. 孢原细胞 2. 初生壁细胞 3. 造孢细胞 4. 绒毡层 5. 花粉母细胞

(2)花粉囊壁的发育、结构和功能 初生壁细胞进行数次平周分裂，形成三层或更多层细胞，连同其外的表皮，共同组成花药壁。花药壁自外向内有以下层次：表皮(1 层细胞)，药室内壁(1 层细胞)，中层(1～3 层细胞)和绒毡层(图 9-28)。药室内壁与花药开裂有关。

绒毡层位于花粉囊壁的最内层，一般由一层细胞组成。其细胞较大，细胞质浓厚，含有丰富的 RNA 和蛋白质，及油脂和类胡萝卜素等。在小孢子形成前后，绒毡层细胞分泌功能旺盛，向发育中的花粉提供多种必要的营养物质。已知绒毡层分泌胼胝质酶溶解四分体的胼胝质壁，使小孢子从四分体中释放出来；绒毡层合成并分泌孢粉素，对花粉外壁发育有一定作用；一些植物中绒毡层还合成花粉外壁蛋白，这些蛋白质与花粉和柱头的识别作用有关；花粉壁外的一些脂类物质也来自于绒毡层。因此，绒毡层发育或解体过程如

出现异常，会导致花粉败育。

在花药成熟时，花药壁仅存表皮和药室内壁，有些植物的表皮也破损仅余残迹。

(3)小孢子的产生　花药中的造孢细胞呈多角形，在多数植物中，造孢细胞进行几次有丝分裂，产生更多的造孢细胞，在最后一次有丝分裂后，发育形成了小孢子母细胞，也称花粉母细胞。小孢子母细胞体积较大，核大，质浓，渐渐分泌出胼胝质的细胞壁，之后进行减数分裂，形成四个单倍体的细胞，称小孢子。最初形成的四个小孢子集合在一起，称四分体。以后，四分体的胼胝质壁溶解，小孢子彼此分离。

从四分体中释放出的小孢子，体积较小，无明显的液泡，细胞核位于中央，有薄的孢粉素外壁，以后逐渐形成液泡，细胞核偏向小孢子的一边，使小孢子具有了极性。有些植物的小孢子要经过几天、数周或数月的静止期后再进一步发育。

(4)花粉(雄配子体)的发育　小孢子是配子体世代的开始，是雄配子体的第一个细胞。小孢子长大后，进行一次不均等的有丝分裂，形成了两个细胞，称为花粉。由于小孢子具有极性，花粉中的两细胞 1 个大 1 个小，大的称营养细胞，小的为生殖细胞。营养细胞继承了小孢子的大部分细胞质与细胞器，初期含有大液泡，随花粉发育成熟，营养细胞中的液泡逐渐变小，逐渐积累了很多营养物质。由于营养细胞与花粉管的生长有关，也称为管细胞。生殖细胞最初呈凸透镜形状，以后生殖细胞向营养细胞质中延伸，渐渐浸没于营养细胞之中，且壁逐渐消失，多成为裸细胞。生殖细胞形状渐变圆，以后又变成纺锤形或长椭圆形(图 9-30)。

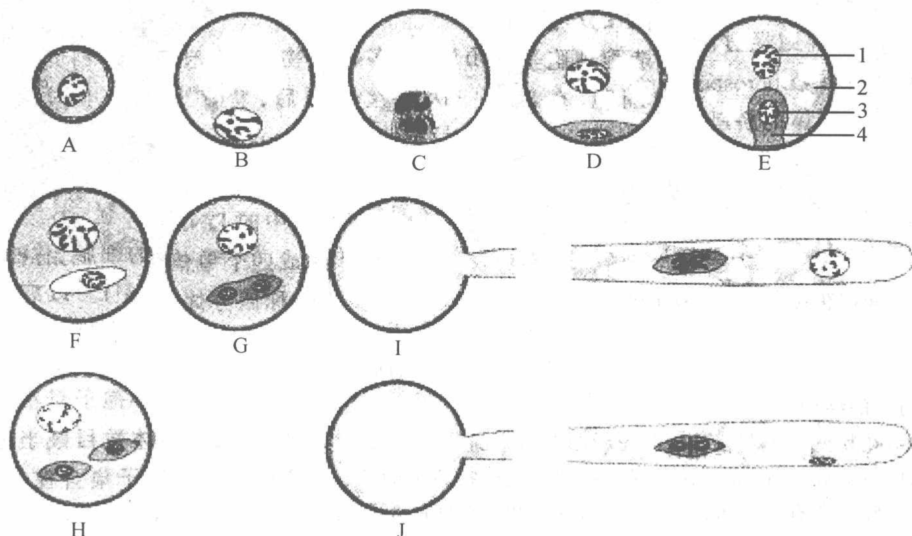


图 9-30　被子植物花粉发育过程图解

A. 早期的小孢子　B. 液泡期的小孢子　C－D. 小孢子经有丝分裂形成 2 细胞花粉　E－F. 2 细胞花粉的发育　G－H. 花粉粒中的生殖细胞分裂形成 2 个精子，成为 3 细胞型花粉　I－J. 2 细胞型的花粉在萌芽后，生殖细胞进入花粉管中分裂形成 2 个精子

1. 营养细胞的核　2. 营养细胞的胞质　3. 生殖细胞的核　4. 生殖细胞的胞质

被子植物大约三分之一的科中，花粉粒成熟以前，生殖细胞还要再分裂一次，形成两个精子，为三细胞花粉。在另外三分之一的科中，花粉成熟时生殖细胞未分裂，仅有 2 个细胞，称二细胞花粉。这类花粉在萌发产生花粉管后，生殖细胞在花粉管中分裂形成 2 个精子。还有一些科的被子植物兼有二细胞与三细胞花粉(图 9-30)。

由花药原始体发育到 2 或 3 细胞花粉的过程，归纳为如图 9-31。

(5)成熟花粉的结构与功能　花粉是被子植物的雄配子体，其功能是产生精子并运载雄配子使之进入雌蕊的胚囊中，以实现双受精。

①花粉粒的形态　被子植物的花粉粒直径多在 15～20μm 之间，形状也有多种(图 9-32)。花粉表面还具有萌发孔，是花粉壁薄的区域，与花粉的萌发有关，长的称为沟，短的称为孔。在不同植物中萌发孔的数

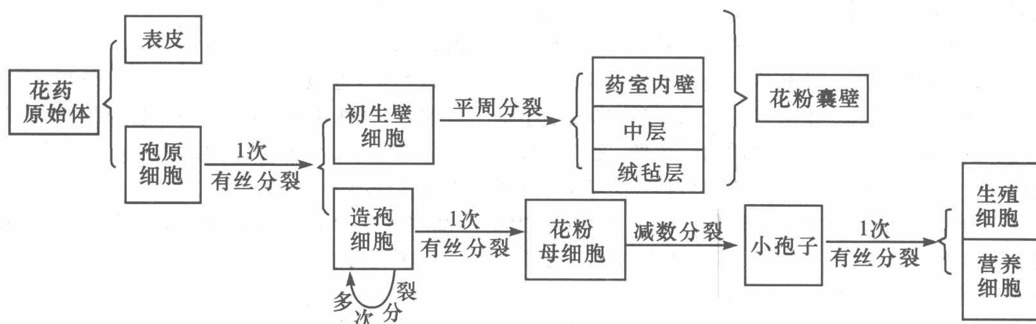


图 9-31　花药的发育和花粉的形成

目、形状、在花粉粒上着生的位置等都有很大差异。花粉表现形态也有多种变化，有光滑的、具疣的、具刺的、具条纹的、具网的等等。花粉粒的形状大小及萌发孔的数目、位置、形态，以及花粉壁的雕纹等都有较强的种属特异性，这些特征被用来研究植物的系统分类、演化、地理分布等，并由此发展成一门学科，称为孢粉学。

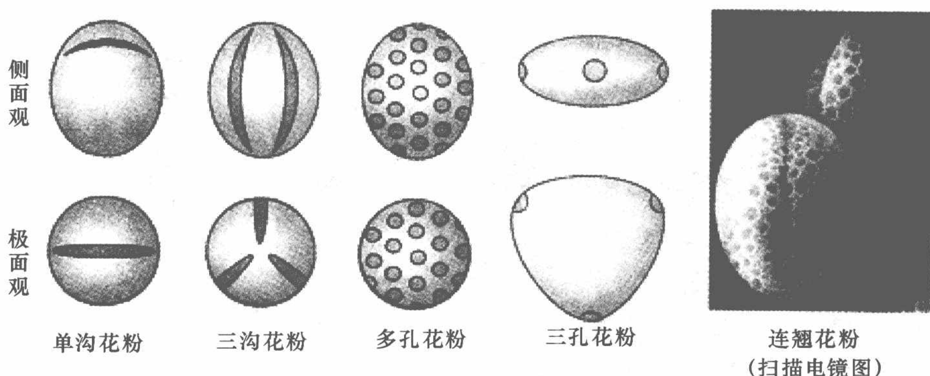


图 9-32　花粉粒的形态

②花粉粒的结构

花粉壁：花粉壁分为花粉外壁和花粉内壁两个部分。花粉外壁较厚，主要成分是孢粉素，质地坚硬，能抗酸、碱和抗生物分解，因此可在地层中找到古代植物遗留的花粉。花粉外壁的部分孢粉素物质来自于绒毡层，外壁的腔中含有一些蛋白质，它们与花粉和柱头间的识别反应、人对花粉的过敏反应有关。花粉内壁含有水解酶类，与花粉萌发及花粉管穿入柱头有关，也有一些蛋白质在受精的识别中具一定作用。

营养细胞：营养细胞与生殖细胞来自于同一细胞，但却出现了明显的分化。花粉成熟时，营养细胞中贮有大量的淀粉、脂肪等，还有各种酶、维生素、植物激素、无机盐等。

生殖细胞：在二细胞型的成熟花粉粒中生殖细胞多为纺锤形的裸细胞，细胞核相对较大。细胞质很少，其中有各种细胞器。在多数植物中生殖细胞内无质体，如棉、番茄等；少数植物的生殖细胞有质体，如天竺葵等。

精子：在三细胞成熟花粉中，生殖细胞经有丝分裂形成了一对精子。精子也是裸细胞，有纺锤形、球形、椭圆形、蠕虫形、带状等不同形状，无鞭毛。精子具有很少的细胞质，有线粒体、高尔基体、内质网、核糖体等细胞器，质体的有无因植物类型而异。

1984 年，使用连续超薄切片和计算机三维重组技术，在研究白花丹的花粉粒中发现一对精子在形状、大小与细胞器的数量上有所不同，大的精子称 Svn，或称精子Ⅰ，与营养核紧密联结；小的精子称 Sua，也称精子Ⅱ，不与营养核联结。这种来自于同一生殖细胞的一对姐妹精细胞之间的差异称为精子异型性。

雄性生殖单位：Russell(1981)等发现白花丹花粉粒中 2 个精细胞以带有胞间连丝的部分连接在一起，共同包围在营养细胞的细胞质中。精子Ⅰ较大，环绕营养核，并穿入营养核的内部(图 9-33B)。对此，Dumas(1984)提出：被子植物在精细胞与营养核之间，以及一对精细胞之间存在物理上的联结与结构上的

连接，并将这种结构单位称为雄性生殖单位(简称 MGU)，以后在 2 细胞花粉中发现了生殖细胞与营养核之间也有类似的结构，也称为 MGU(图 9-33)。雄性生殖单位是否在被子植物中普遍存在还有待于广泛的研究，推测其作用可能是作为传递精细胞的装置，能使精细胞准确地到达雌性的靶细胞。

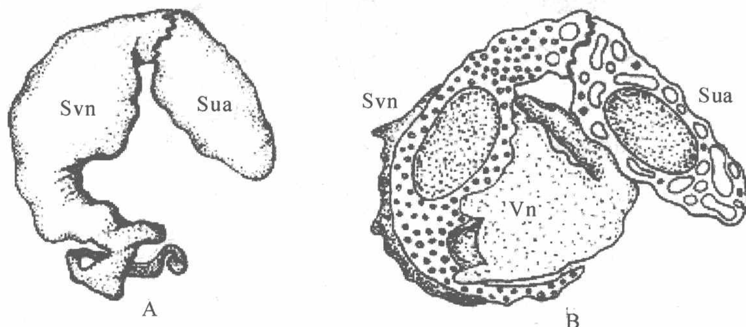


图 9-33 白花丹的雄性生殖单位三维重构图解

A. 2 个不同的精子 B. 雄性生殖单位 Vn：营养核 Svn：精子Ⅰ Sua：精子Ⅱ

③成熟花粉的成分 成熟的花粉粒含水量较低，贮藏了大量的营养物质，不仅有大量的蛋白质、糖、脂类等，还含有较多的微量元素、维生素等，这些贮藏物质为花粉的萌发与花粉管生长提供了物质与能量的储备，也为传粉动物提供了食物。花粉的营养丰富，可被人们利用作为营养品。也有些花粉是有毒的，有些花粉有致敏性，能引起一些人的过敏症，如豚草、蒿属的花粉。

2. 雌性生殖器官的结构与发育

(1)胚珠的结构、发育和类型 胚珠被包被在被子植物雌蕊的子房中，一般沿心皮的腹缝线着生，胚珠具有珠被一或二层，包围珠心，在胚珠顶端形成一开口，称珠孔，胚珠以珠柄和胎座相连，珠柄中有维管束，沟通子房与胚珠。珠被、珠心、珠柄相结合的部位称合点(图 9-34)。

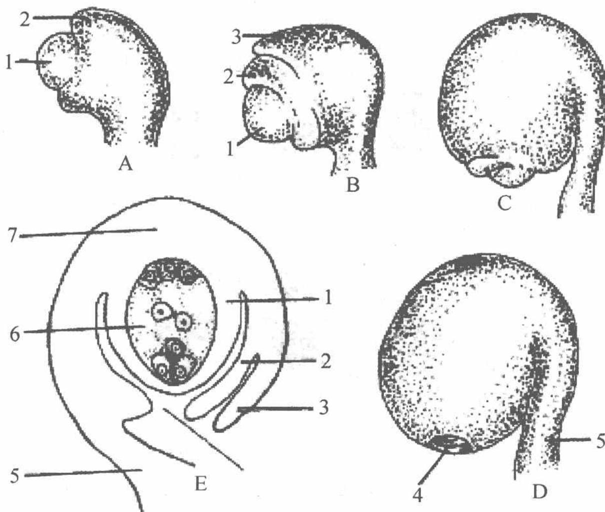


图 9-34 胚珠的结构与发育

A—D. 胚珠的发育过程 E. 胚珠的内部结构

1. 珠心 2. 内珠被 3. 外珠被 4. 珠孔 5. 珠柄 6. 成熟胚囊 7. 合点

幼小的子房中，心皮腹缝处产生一团细胞，这些细胞分裂增生，发育形成珠心。在珠心基部外围有些细胞分裂快，很快形成了包围在胚珠周围的珠被，顶端留下了珠孔。在一些植物中，可产生内珠被和外珠被，如百合。在一部分植物中仅有一层珠被(图9-34)。

由于胚珠在发育过程中各部分的细胞分裂和生长速率不同，不同种类的植物形成了不同类型的胚珠(图 9-35)。

(2)胚囊(雌配子体)的结构与发育 珠心相当于裸子植物的大孢子囊，在珠心中产生 1 个大孢子母细胞，并经减数分裂产生 1 个大孢子，由大孢子发育形成胚囊，胚囊是被子植物的雌配子体，其内产生 1 个雌配子——卵。

①大孢子的发生 大孢子又称单核胚囊。胚珠的珠心是由一团薄壁组织细胞组成的，在早期的珠心中产生 1 孢原细胞。在一些植物中孢原细胞经一次平周分裂，形成 1 个大孢子母细胞和 1 个周缘细胞；周缘细胞可行有丝分裂形成多层珠心细胞。有些植物的孢原细胞直接发育形成大孢子母细胞。大孢子母细胞经减数分裂产生 1 个大孢子，之后开始进入配子体世代。

被子植物大孢子母细胞减数分裂产生大孢子或大孢子核的方式有 3 种(图 9-36)。

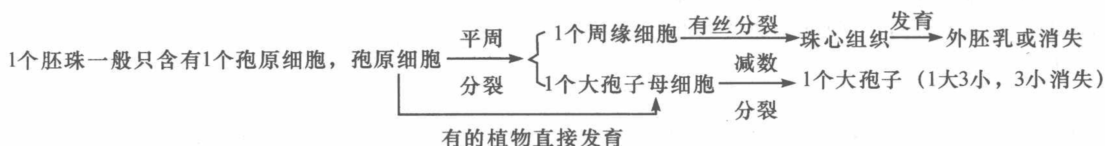


图 9-35　胚珠的类型

类型	大孢子发生				雌配子体发生			
	大孢子母细胞	减数分裂		大孢子	有丝分裂			成熟胚囊
		Ⅰ	Ⅱ		Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	
单孢子胚囊（蓼型）								
双孢子胚囊（葱型）								
四孢子胚囊（贝母型）								

图 9-36　单孢子胚囊、双孢子胚囊与四孢子胚囊发育的模式图

大孢子母细胞经减数分裂形成四个单倍体的大孢子，大孢子呈直线形排列，这 4 个大孢子中仅有一个参加胚囊的发育，其余 3 个都退化了。这种方式产生的胚囊称单孢子胚囊。即：



大孢子母细胞在减数分裂的第一次分裂后就发生细胞质分裂，形成 2 个单倍体的细胞，其中一个（多为珠孔端的）退化，另一个细胞的单倍体细胞核发生减数分裂的第二次分裂，形成 2 个单倍体的大孢子核，由这 2 个大孢子核参加胚囊的发育，属双孢子胚囊。

大孢子母细胞在减数分裂过程中只发生细胞核的分裂，不进行细胞质分裂，形成 4 个单倍体的大孢子核，这 4 个大孢子核都参与胚囊的发育。这类植物产生的胚囊称四孢子胚囊。

②胚囊的发育　胚囊又称雌配子体，在 70% 的被子植物中，胚囊是从 1 个大孢子发育而成的，称单孢型，由于在蓼科植物中发现这种类型的胚囊，因而也称蓼型胚囊，小麦、水稻、油菜等植物均为蓼型胚囊，其

发育过程如下：

单孢型的大孢子增大到一定程度时，细胞核有丝分裂三次，不发生细胞质分裂，经2核、4核与8个游离核阶段，然后产生细胞壁，发育成为成熟胚囊。在8个游离核阶段，胚囊两端最初各有4个游离核。以后各端都有一核向中部移动，当细胞壁形成时，成为一个大的细胞，称中央细胞，其中有2个核，称极核，珠孔端所余的3个核，其周围的细胞质中产生细胞壁，形成为3个细胞，其中一个是卵，另2个是助细胞，由卵与2个助细胞组成了卵器。在合点端的3个核周围的细胞质也产生细胞壁，形成3个反足细胞。这样，就形成了具有7个细胞、8个核的成熟胚囊，即雌配子体。

③被子植物胚囊发育类型的多样性　单孢型、双孢型与四孢型胚囊在后来的发育中依植物种类不同，各自有一些不同的发育特点，形成了多种不同类型的胚囊。被子植物的胚囊发育类型多达十余种。

④成熟胚囊的结构与功能　多数植物的成熟胚囊有7个细胞，其精细结构和特点如下(图9-37)。

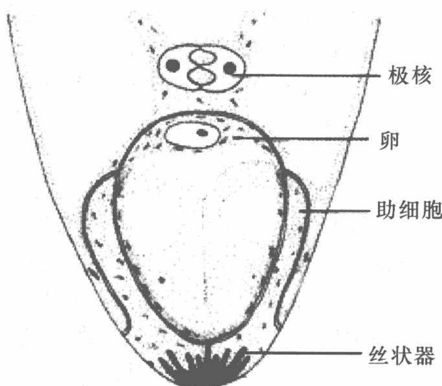


图9-37　成熟胚囊的雌性生殖单位

卵：呈洋梨形，大液泡在珠孔端，卵核近合点端；电镜的观察表明，成熟卵细胞的合点端细胞壁消失或不连续，与中央细胞间仅具两层膜，此种结构与卵和中央细胞的受精有关。卵细胞中细胞器数量相对较少，反映出卵细胞的代谢活动相对较弱。

助细胞：在电镜下，助细胞的细胞器较丰富，珠孔端的丝状器实为助细胞壁的内突生长，因而助细胞具有传递细胞的特点。多方研究表明，助细胞有分泌物质以吸引花粉管向胚囊生长的作用，助细胞还能分泌酶等，有助于花粉管及其内含物进入胚囊，助细胞还有从珠心等处吸收并转运营养物质的功能。从其超微结构特点看，助细胞的代谢活动较活跃。助细胞是短命的结构，在受精前后解体。

中央细胞：体积很大，具大液泡，有2个极核。在受精前，有些植物的2个极核融为一个次生核。极核或次生核也将受精。卵、助细胞与中央细胞在结构与功能上有密切的联系，因此也有人将其称为雌性生殖单位(简称FGU)。

反足细胞：有些植物的反足细胞还分裂成多个。反足细胞也是短命的结构，在受精前后退化。反足细胞的功能是向胚囊转运营养物质。

(三)传粉与受精

当花的雌蕊和雄蕊，或两者之一发育成熟时，花被打开，雌雄蕊露出的过程叫开花。开花后，花粉散放，完成传粉过程。传粉之后，发生受精作用。

1.传粉　由花粉囊散出的花粉借助于一定的媒介力量被传送到同一花或另一花的柱头，这一过程称为传粉。

(1)传粉的方式　自然界中普遍存在着自花传粉与异花传粉两种方式。

①自花传粉　花粉落到同一朵花的柱头上的过程称自花传粉。这类植物必能符合以下几点：两性花；雌雄蕊同时成熟；柱头对接受自身花粉无生理上的障碍。有些植物是严格自花传粉的，如豌豆(在开花前花粉成熟并完成传粉，这种自花传粉又叫闭花传粉)；大部分植物既可自花传粉又可异花传粉，如水稻、小麦、茄子等。

②异花传粉　一朵花的花粉落在另一朵花的柱头上的过程称异花传粉。有些植物是严格异花传粉，这类植物往往对异花传粉有特殊的适应机制，常见的方式有以下几种：单性花；雌雄同花但雌雄蕊不同时成熟，有的植物雄蕊先成熟，如兰科的许多植物，有的植物雌蕊先成熟，如多种风媒花植物；还有很多植物虽雌雄蕊同时成熟，但存在自交不亲和现象。

(2)传粉的媒介　花粉借助于外力被传送到雌蕊的柱头上。传送花粉的外力有风、动物、水等。

①风媒　风媒花的花粉散放后随风飘散，随机地落到雌蕊的柱头上。风媒花在长期的适应风媒传粉过程中形成了适应风媒传粉的特征，其花多密集成穗状花序、葇荑花序等，可产生大量的花粉，花粉粒体积小，质轻，较干燥，表面多光滑、少纹饰。风媒花雌蕊柱头往往较长，呈羽毛等形状以便接收花粉。花被不显著

或不存在。有些风媒植物是单性花或雌雄异株。一些木本的风媒传粉植物往往在春季先叶开花，传粉过程不至于被枝叶所阻挡，如杨属。

②虫媒　以昆虫为传粉媒介的花为虫媒花。多数被子植物的花是虫媒花。传粉的昆虫有：蜂类、蝶类、蛾类、蝇类等。这些昆虫在花丛之间往来，在花朵上栖息，采食花粉或花蜜，在与花接触中将花粉从一朵花传到另一朵花，实现传粉过程。虫媒花多具备以下特点：

1)多数具花蜜。蜜腺分布在花的一定部位，多在花的底部。花蜜在花被外的花由蜂、蝇、甲虫等传粉，花蜜藏于花冠深处的花由口器较长的蝶、蛾类传粉。

2)虫媒花常具特殊的气味。不同的植物有不同的气味，有不同的昆虫趋附。

3)虫媒花往往花大色艳。白天开花的植物花色可为红、黄、蓝、紫等色，夜间开花的植物花色多为白色，可为夜间活动的昆虫识别。有些植物花朵虽然较少，但密集形成花序，如紫丁香等，花色十分显著。

4)虫媒花的花粉粒往往较大，表面附有黏性物质，花粉外壁粗糙，常有刺突。不易为风吹散，易为虫体黏附。花与昆虫在长期的演化中，往往彼此适应，协同演化。

③鸟媒花　在美洲有一类小型的鸟类称蜂鸟，具长喙，能吸食花蜜，传播花粉。鸟媒花与蜂鸟间在长期的演化中相互适应，形态结构多特化。

④水媒花　水生的被子植物如苦草、金鱼藻等借助于水力传粉。

2. 受精作用　被子植物的受精作用包括花粉在柱头上的萌发、花粉管在雌蕊组织中的生长、花粉管进入胚珠与胚囊、花粉管中的两个精子与卵细胞和中央细胞极核的双受精。

(1)花粉粒在柱头上的萌发　柱头是花粉萌发的场所，也是花粉粒与柱头进行细胞识别的部位之一。花粉表面的蛋白质和柱头表膜的蛋白质之间有识别的作用。亲缘关系过远或过近的花粉在柱头上不能萌发或萌发后花粉管不能进入柱头，或在花柱甚至是子房中受到抑制。

花粉粒在柱头上吸水膨胀，在酶的作用下花粉内壁从萌发孔处向外突出，形成细长的花粉管。大多数花粉萌发时形成一条花粉管，具多个萌发孔的花粉粒可同时形成多条花粉管，如锦葵科植物，但最终只有一条花粉管能到达胚囊，其余的在中途停止生长。

(2)花粉管在雌蕊组织中的生长　花粉管从柱头的细胞壁之间进入柱头，向下生长，进入花柱，沿着花柱道(内表面为通道细胞，分泌黏液)或引导组织间隙的黏液向下生长伸入子房。

花粉管壁包括果胶质的外层与胼胝质的内层，在光学显微镜下，生长中的花粉管末端为透明的半球形，有人称之为"帽区"。当人为地抑制花粉管生长时，这一透明的"帽区"便消失了；当生长恢复后，"帽区"又出现了。可见花粉管的生长是与末端的"帽区"有关的顶端生长。

在花粉管生长过程中，2 细胞花粉的生殖细胞进行有丝分裂，形成 1 对精子。由 1 对精子与营养核构成的雄性生殖单位作为一整体从花粉粒中移到花粉管的前端。

(3)花粉管到达胚珠进入胚囊

①花粉管进入胚囊的方式　花粉管经花柱进入子房后通常沿子房壁或胎座生长，一般从胚珠的珠孔进入胚珠，这种方式称珠孔受精；少数植物如核桃的花粉管是从胚珠的合点部位进入胚囊的，称合点受精；还有少数植物的花粉管从胚珠的中部进入胚囊，称中部受精。花粉管进入胚珠后穿过珠心组织进入胚囊(图 9-38)。

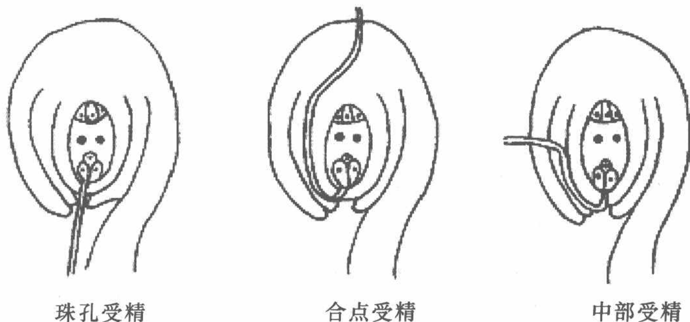


图 9-38　花粉管进入胚珠的方式

②花粉管进入胚囊的过程和机制　电子显微镜的观察发现，花粉管是从一个助细胞中进入胚囊的，这个助细胞在花粉管进入之前或刚刚进入时退化，表现为细胞体积变小，液泡崩溃，细胞器解体，质膜损坏，花粉管从其丝状器处进入。

花粉管会朝着胚珠及胚囊方向定向生长是一种趋化性的生长，很多研究结果都支持趋化性的物质与钙和生长素有关。在助细胞中的研究发现，助细胞具有很高的钙离子浓度，并形成以助细胞为中心的钙离子浓度梯度。花粉管在雌蕊中向钙离子浓度高的方向生长，最终到达胚珠，并从助细胞处进入胚囊。

(4)双受精　双受精是指被子植物花粉粒中的一对精子分别与卵和中央细胞极核的结合。受精卵将来发育成胚，受精的极核将来发育成胚乳。双受精现象在被子植物中普遍存在，是被子植物所特有的，也是植物界有性生殖中最进化最高级的生殖方式。

花粉管进入助细胞后，花粉管顶端形成一孔，花粉管内容物从中释放，进入胚囊。进入胚囊的内容物包括一对精子、营养核和少量细胞质。精子释放出来后移向助细胞的合点端，营养核留在后面。一对精子是从卵和中央细胞无细胞壁的部分分别与卵和中央细胞结合的(图 9-39)。

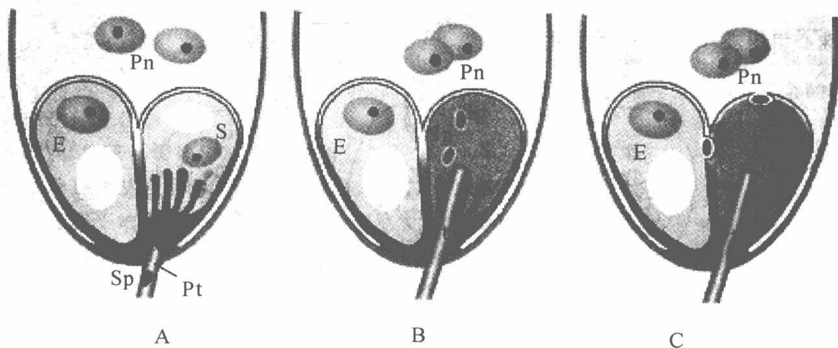


图 9-39　被子植物双受精

A. 花粉管进入助细胞　B. 助细胞退化，花粉管中的精子释出　C. 精子分别与中央细胞和卵融合

E. 卵　F. 丝状器　Pn. 极核　Pt. 花粉管　S. 助细胞　Sp. 精子

植物从花粉落到柱头上到雌雄核融合所经历的时间因植物种类不同而异，短者仅用十余分钟，长者可达一年以上。

3. 无融合生殖与多胚现象

(1)无融合生殖　胡适宜(1982)根据 Battaglia 对无融合生殖的定义，将无融合生殖分为两类：减数胚囊中的无融合生殖和未减数胚囊中的无融合生殖。无融合生殖在天然状态下发生频率极低。

①减数胚囊的无融合生殖　行这类无融合生殖的植物，其胚囊正常进行减数分裂，形成单倍体的卵、助细胞与反足细胞。

单倍孤雌生殖：卵不经受精直接发育成单倍体的植株。远缘杂交会诱导孤雌生殖。

单倍无配生殖：由助细胞和反足细胞直接发育成单倍体的植株。

雄核发育：指精子的核进入卵后，卵核消失，雄核发育为单倍体个体的过程。有关雄核发育的报道都是经过杂交或其他方法处理后出现的。

②未减数胚囊的无融合生殖　指在未经过减数分裂的胚囊中出现的单性生殖现象；或大孢子母细胞没有正常减数分裂，产生二倍体的孢子，形成二倍体的胚囊；或是珠心细胞发育形成二倍体的胚囊，而不经正常的孢子发生过程。未减数胚囊中的助细胞和反足细胞也能发育成二倍体个体，这已在禾本科、蔷薇科、蝶形花科、菊科等十几个科的植物中发现了这种现象。

(2)多胚现象　一般被子植物的胚珠中只产生一个胚囊，种子内也只有一个胚。但有的植物种子中有一个以上的胚，即多胚现象。产生多胚的原因很多，可能是胚珠中产生多个胚囊，如桃、梅等；或由珠心、助细胞、反足细胞等产生无配子生殖(属于不定胚)，这些不定胚还可与合子胚同时存生。此外受精卵也可能分裂成为几个胚，即裂生多胚。在柑橘中，多胚现象常见，多由珠心组织形成不定胚。

(四)种子的形成

被子植物受精作用完成后，胚珠发育成种子，子房(有时还有花托或花筒)发育成果实。种子中的胚由

合子发育而成，胚乳由受精极核发育形成，胚珠的珠被发育成种皮，多数情况下珠心退化不发育。

1.胚的发育　种子胚是新一代植物孢子体的幼体。从苔藓以上的植物就有了胚。被子植物的胚被包被在种皮中，贮有丰富的营养供胚生长。

(1)合子　胚的发育始于合子。合子通常需经过一段休眠期，休眠时间在不同植物中长短不一。水稻合子休眠6h，小叶杨合子休眠期有6～10天；少数植物如秋水仙的休眠期长达4～5个月。在休眠时合子发生了许多变化：合子被包在完整的纤维素细胞壁之中；极性增强；合子的细胞器增多，新陈代谢活动增强等。

极性的出现是分化的前提。合子第一次分裂一般是横分裂，珠孔端的大细胞叫做基细胞，有明显的大液泡。合点端的细胞称顶细胞，细胞小，原生质浓厚，液泡小而少，富含核糖体等。

最初在荠菜中详细地研究了胚的发育，现用其作为双子叶植物胚胎发育的代表。图9-40表示了荠菜的胚胎发育过程。

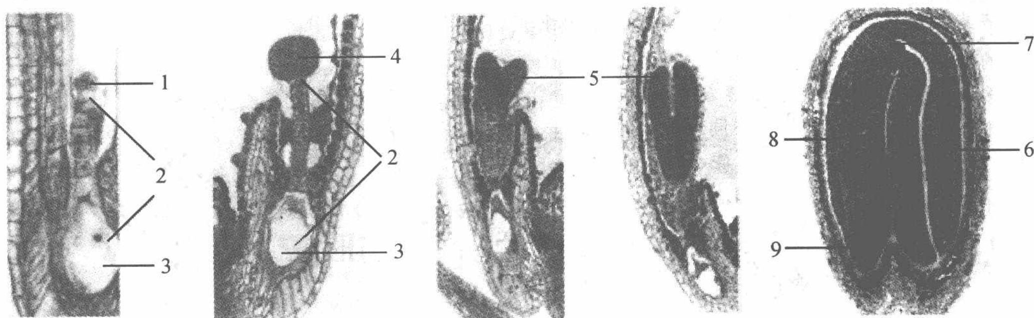


图9-40　荠菜胚与胚乳的发育

球形胚和心形胚时期，胚乳处在游离核阶段；在鱼雷胚时期，

胚乳已开始形成了细胞；胚发育成熟时胚乳已被吸收

1. 顶细胞　2. 胚柄　3. 泡状细胞　4. 原胚(球状胚)　5. 鱼雷胚

6. 子叶　7. 胚芽　8. 胚轴　9. 胚根

(2)原胚阶段　荠菜的合子分裂形成的基细胞进一步横向分裂，形成一串细胞，其顶端的一个细胞参加胚体的发育，其余的都参与了胚柄的形成。胚柄的功能是从胚囊和珠心吸取营养并转运到胚。有学者在菜豆属中进行实验，发现胚柄有合成赤霉素的功能，对早期的胚胎发育有作用；当胚成熟时，胚柄退化消失。

在原胚阶段，顶细胞先是纵向分裂再是多种方向的分裂，经2个、4个、8个细胞阶段……形成了球形的胚体，荠菜的胚体中大部分细胞是由顶细胞分裂分化来的，胚体基部细胞来自于胚柄基细胞，这些细胞在后来的发育中形成胚根。这个阶段的原胚细胞具有丰富的多聚核糖体，蛋白质与核酸含量高，线粒体与质体也较多。细胞之间有胞间连丝。

(3)胚的分化与成熟阶段　当球形的胚体体积达到一定程度时，胚体中间的部位生长变慢，两侧生长快，渐渐突起形成了子叶原基，使胚呈心形。心形胚原表皮和基本分生组织细胞的质体也开始出现片层。心形胚的子叶原基进一步发育伸长成为子叶，使胚的形状类似鱼雷，故称鱼雷胚。这个时期，胚根端中出现了原形成层，子叶内部出现了初步的组织分化。在以后发育中胚的细胞分裂、增大和分化，胚进一步发育形成胚根和茎端生长点，胚根、胚轴、子叶等继续生长，荠菜胚受到胚囊空间的限制，发生弯曲，成熟时胚内积累了丰富的营养物质。

单子叶植物胚的发育：单子叶植物胚的发育与双子叶植物胚的发育相比有共同之处，也有很多不同。图9-41说明了早熟禾胚的发育过程。合子的第一次分裂是横向的，分裂数次形成棒状胚。棒状胚的珠孔端是胚柄，胚柄与胚体间无明显的分界。不久，在棒状胚的一侧出现一个小的凹刻，此处生长慢，其上方生长快，后来形成了盾片(子叶)，在以后的发育中胚中分化形成了胚芽鞘、胚芽(它包括茎端原始体和几片幼叶)、胚根鞘和胚根。在胚上还有一外胚叶，位于盾片相对的一侧。

2.胚乳的发育　精核与2个极核融合后，一般不经休眠，初生胚乳核很快开始分裂和发育。胚乳的发育分为核型、细胞型和沼生目型三种类型。

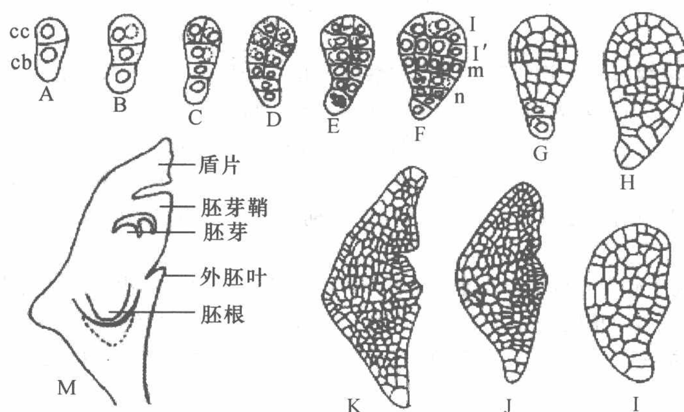


图 9-41　早熟禾(*Poa annua*)胚胎的发育

A. 受精卵横分裂成顶细胞(cc)和基细胞(cb)　B. 基细胞横分裂　C. 由顶细胞纵裂形成四分体　D-F. 四分体已形成Ⅰ和Ⅰ′两层细胞　J-M. 胚芽鞘与盾片来自于Ⅰ和Ⅰ′层细胞，m层发展成苗端、根端及部分胚芽鞘，n层产生根冠、胚根鞘和外胚叶

(1)核型胚乳　这是被子植物中较为普遍的胚乳发育形式。初生胚乳核在最初的一段发育时期进行细胞核分裂而细胞质不分裂，胚囊中积累了许多游离核。胚乳游离核增殖的方式主要是有丝分裂，在分裂旺盛时也会进行无丝分裂。在胚乳与胚发育的过程中，胚囊的体积扩大，中央有很大的液泡，胚乳游离核沿胚囊的细胞质边缘排成薄的一层或数层。在胚乳发育的后期才产生细胞膜和细胞壁，形成胚乳细胞。胚乳细胞在发育的后期积累淀粉、蛋白质、脂肪等营养物质。在小麦等禾本科的胚乳组织的最外层或数层细胞中是富含蛋白质的糊粉层，这层细胞在种子萌发时分泌水解酶，水解胚乳中贮存的物质。

多数双子叶植物与单子叶植物的胚乳发育属此类型。

(2)细胞型胚乳　这类胚乳发育过程中不形成游离核，自始至终分裂都伴着细胞壁的形成。合瓣花类植物多是这类胚乳，如烟草、番茄、芝麻等(图 9-42A)。

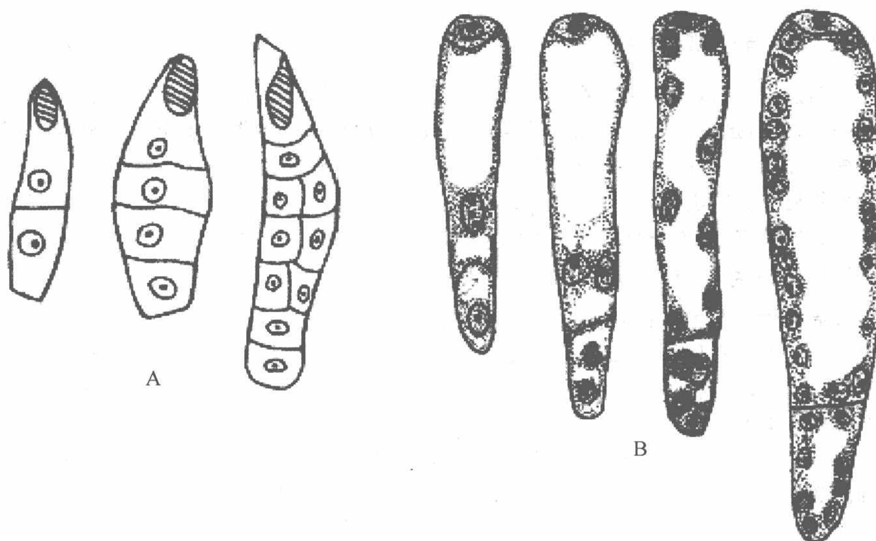


图 9-42　胚乳的发育与类型

A. 细胞型胚乳的发育　B. 沼生目型胚乳的发育过程

(3)沼生目型胚乳　这类胚乳存在于沼生目型植物中，是介于核型胚乳与细胞型胚乳之间的中间类型。这类胚乳的初生胚乳核第一次分裂形成2个室(细胞)，分别为合点室与珠孔室。珠孔室较大，进行多次游

离核分裂,在发育的后期形成细胞壁。在合点室,始终是游离核状态。合点室的核也可能不再进行游离分裂(图 9-42B)。

从发育的过程讲,多数被子植物的胚乳细胞或游离核是 3 倍体的(百合的应是 5 倍体),但常因核内复制等,形成多倍体的核,成熟胚乳为混倍体的。核内的多倍性使得核的体积增加,核仁数目增多,这种多倍性与胚乳的高代谢活性有关,有利于多糖、蛋白质、脂类等大分子的合成转运与贮藏。离体胚胎培养和其他一些研究结果表明,胚乳对发育中的胚有一定的作用:胚乳可产生多种植物激素,对胚的分化有一定的影响;胚乳对胚的渗透压调节有一定的作用;胚乳还是中后期胚胎发育的主要营养源。这就是胚乳先于胚发育的重要意义。

无胚乳种子的胚乳在胚发育的中后期消失,其营养物质转入胚的子叶中。在胚与胚乳发育的过程中,要从胚囊周围吸取养料,多数植物的珠心被破坏消失。少数植物的珠心始终存在,并发育成为贮藏组织,称外胚乳。甜菜、石竹等植物具外胚乳,而胚乳在发育中消失。胡椒、姜等植物的外胚乳和胚乳都存在于种子中。

3. 种皮的形成　在胚与胚乳发育过程中,胚珠的珠被发育成种皮,胚珠的珠孔形成种子的种孔,倒生胚珠的珠柄与外珠被的愈合处形成种子的种脊。在不同的植物中种皮发育情况不相同,种皮的结构和特点也各有不同。

综上所述,种子的发育可分为两个阶段:第一阶段是以细胞分裂增殖为特征的;第二阶段是以储藏物的形成和积累为特征的。

(五)被子植物的生活史

从以上生殖与发育的过程中可以看出,被子植物的生活史中既有产生孢子的无性生殖过程,又有产生配子、发生受精作用的有性生殖过程。存在着产生孢子的孢子体和产生配子的配子体,有世代交替现象。

在被子植物的生活史中,孢子体世代占据主要地位。孢子体世代的个体大、结构复杂,孢子体世代生存的时间长。植物的根茎叶等营养器官、花中的不育结构如花被、雄蕊的花粉囊壁和花丝等,雌蕊中的珠心珠被等都属孢子体。配子体微小,雄配子体花粉只能产生 3 个细胞,雌配子体胚囊一般也只有 7 个细胞,配子体世代生存的时间短,完全依赖孢子体提供营养,营寄生生活;配子体世代在花中出现,在花中结束。

被子植物生活史中,孢子体的细胞是 2 倍体的,配子体的细胞是单倍体的。减数分裂和受精作用是联系两个世代的枢纽。

三、植物生长发育的规律和特点

随着种子的萌发与出苗,植物从异养生长转为自养生长,进入了营养生长阶段。由于细胞分裂和新生的细胞体积的增大,幼苗迅速长大。与此同时,随着细胞的分化,植物各器官的分化也就越来越明显,最后长成为新的植株。在这一过程中,所有植物都会发生顶端生长,所有的双子叶植物都有侧生生长(又称加粗生长),禾本科植物还有居间生长。

考察植株生长的特点,应该注意它的周期性、相关性和运动。

(一)植物生长的周期性

植株的生长周期性表现为生长大周期、季节周期性和昼夜周期性。

1. 植物生长大周期　在植物生长过程中,细胞、器官或整个植株的生长速率都表现出“慢—快—慢”的规律。生长的这三个阶段综合起来叫做生长大周期。如果以时间为横坐标,生长量为纵坐标,则植物的生长呈“S”形曲线(图 9-43)。

(1)器官的生长表现出生长大周期　器官的生长发育归根到底是细胞的分裂、生长、分化和衰老甚至死亡。器官的细胞数目和每个细胞的体积都会呈“S”形曲线增长,导致器官的生长表现出“S”形曲线。

(2)植株一生的生长表现出生长大周期　产生的原因比较复杂,它主要与光合面积的大小及生命活动的强弱有关。生长初期,幼苗光合面积小,叶绿体和光合色素也少,根系不发达,生长速率慢;中期,随着植物光合面积的迅速扩大和庞大根系的建立,生长速率明显加快;到了后期,植株渐趋衰老,光合速率减慢,根系生长缓慢,生长渐慢甚至停止。

2. 季节周期性

(1)季节周期性的现象　无论是一年生植物还是多年生植物的营养生长,都或多或少地表现出明显的

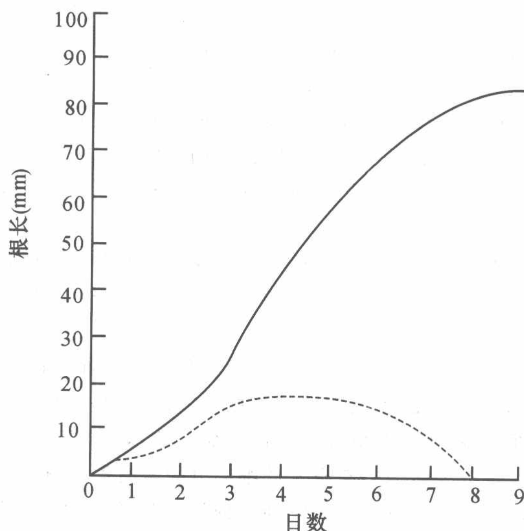


图 9-43　蚕豆根的生长曲线

（实线是总长度，虚线是增长率）

季节性变化。例如一年生植物的春播、夏长、秋收与冬藏；又如多年生树木的春季芽萌动、夏季旺盛生长、秋季生长逐渐停止与冬季休眠。周而复始，年复一年。植物这种在一年中的生长随着季节而发生的规律性变化，叫季节周期性，多年生木本植物的年轮就是一个例证。

(2)季节周期性的原因　季节周期性主要受四季的温度高低、水分多少、日照长短和强弱等条件控制。春天开始，日照延长、气温回升，组织含水量增加，原生质从凝胶状态转变为溶胶状态，生长素、赤霉素和细胞分裂素从束缚状态转化为游离态，各种生理代谢活动大大加强，一年生植物的种子或多年生木本植物的芽萌动并开始生长。到了夏天，光照和温度进一步延长和升高，其水分供应也往往比较充足，于是植物旺盛生长，并在营养器官上开始孕育生殖器官。秋天来临，日照明显缩短，气温开始下降，体内发生与春季相反的多种生理代谢变化，脱落酸、乙烯逐渐增多，有机物从叶向生殖器官或根、茎、芽中转移，落叶、落果；一年生植物的种子成熟后进入休眠，营养体死亡；多年生木本植物的芽进入休眠，植物的代谢活动随着冬季的来临降低到很低水平，并且休眠逐渐加深。植物生长的季节周期性是植物在长期进化发展中，对于相对稳定的季节变化所形成的主动适应。

3. 昼夜周期性　植物的生长速率按昼夜变化发生的有规律的变化，称为昼夜周期性。影响植物昼夜生长的因素主要是温度高低、水分多少和光照强弱。在一天的进程中，由于昼夜的光照强度和温度高低不同，体内的含水量也不相同，因此就使植物的生长表现出昼夜周期性。植物是在白天长得快，还是晚上长得快，要具体分析，这取决于诸因素中的最低因素的限制。从玉米植株生长昼夜周期性的变化可以看到：①在不缺水的情况下，生长速率和温度的关系最密切，植株在温暖白天的生长较黑夜为快。在这里，日光对生长的作用，主要是提高光合作用速率、空气的温度和蒸腾速率，从而影响植株的生长。在中午，适当的水分亏缺降低了生长速率。因此，一天中玉米的生长速率呈现两个高峰。②在水分不足的情况下，白天蒸腾量大，光照又抑制植物的生长，白天生长会较慢，而黑夜较快。昼夜的周期性变化在很大程度上取决于环境条件的周期性变动。

（二）植物生长的相关性

高等植物是多器官的有机体，各个器官和各个部位之间存在着相互依赖、相互制约的关系，并在生长上表现出相关性。

1. 根冠(条)比　植物地下部分(根)和地上部分(茎、叶)的相关性，表现在所需营养既相互依赖，又相互竞争和制约。

地下部分和地上部分的重量之比，称为根冠比。一般说来，温度较高、土壤水分较多、氮肥充足、磷肥供应较少、光照较弱时，常有利于地上部分的生长，所以根冠比降低；相反，则常有利于地下部分的生长，所以

根冠比增大。萝卜、甜菜、甘薯等作物，既要求整个植株生长茂盛，又要求有较大的根冠比才能增加地下部分的产量，所以栽培这类作物时，常通过各种措施改变其根冠比。

2.顶端优势　顶端优势就是主茎和侧枝生长的相关性、主根和侧根生长的相关性表现。

(1)顶端优势现象　植物地上部分的顶端优势表现为：通常主茎的顶端生长很快，而侧枝或侧芽则生长很慢或潜伏不生长。这种顶端生长占优势的现象叫做顶端优势。顶端优势的强弱，因植物种类而不同。松、柏等植物主干顶端优势很强，如雪松是典型的塔形树冠。甘蔗、玉米、高粱、向日葵等植物也具有明显的顶端优势，但水稻、小麦等植物顶端优势则很弱。

植物地下部分的顶端优势表现为：对于直根系来说，主根对侧根生长有抑制作用。如将根尖去掉，侧根就会迅速长出。蔬菜栽培上常常采用移栽的方法，把伸到肥料和水分都不够多的耕作层下的主根砍断，新长出的侧根就可在表层土里吸收水肥。

(2)顶端优势产生的原因　目前主要从营养供应和激素影响两方面来解释。前者认为顶芽代谢活动强烈，输导组织发达，构成了“代谢库”，垄断了大部分营养物质，故顶端优先生长。后者认为植株顶端合成的生长素可通过极性传导向基部运输，使侧芽附近的生长素浓度过大，侧芽对生长素的反应又较顶芽敏感，故使其生长受到抑制(图 9-44)。也有人认为来自根系的细胞分裂素有解除侧芽被抑制的作用，因此实际上是这两种激素相互竞争的作用。果树修剪整形中常要利用顶端优势的原理，以获得合理、高产的株型。至于主根对侧根生长的抑制，是因为主根根尖合成的细胞分裂素向上运输，抑制了侧根的生长。

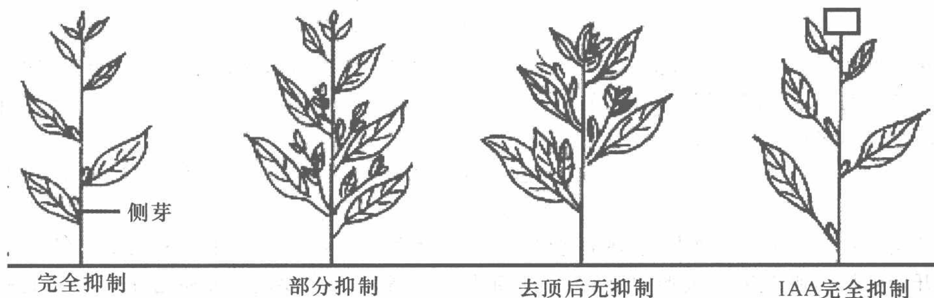


图 9-44　顶端优势的生理解释

3.营养器官和生殖器官的相关　营养器官和生殖器官之间的相互关系也是表现为既相互依赖，又相互制约。

(1)相互依赖　营养生长是生殖生长的基础。根、茎、叶等器官只有健壮地生长，才能为花、果实、种子的形成和发育创造良好的条件。而果实和种子的良好发育则又为新一代的营养器官的生长奠定了物质基础。

(2)相互制约　营养器官与生殖器官的相互制约亦表现在对营养物质的争夺上。如果营养物质过多地消耗在营养器官的生长上，营养生长过旺，就会推迟生殖生长或使生殖器官发育不良，从而导致禾谷类作物的贪青晚熟和棉花、果树的落花落果。但如果营养物质过多地消耗在生殖器官的生长上，生殖生长过旺也会影响营养器官生长势和生长量的下降，甚至导致植株的过早衰老和死亡，例如水稻开花结实后整株死亡，毛竹开花后即死去等。

(3)合理调整营养器官和生殖器官生长的关系　合理调整两者的关系，使营养器官的生长和生殖器官的生长协调地、有目的地发展，在生产上具有重要的意义。如供应充足水肥，摘除花或花芽，或适当修剪，可以使以营养器官为收获对象的植物(如茶、桑、麻及叶菜类的蔬菜)获得丰产。棉花生产上可以通过整枝打顶、去除赘芽等措施，控制营养器官的生长，而保证棉铃、棉桃的生长。果树生产上巧妙地利用两者的关系，可以消除“大小年”现象，获得年年丰产。

(三)植物体的运动

植物的生长亦能引起植物的运动。当然，高等植物的运动不能像动物那样自由地移动整体位置，它只是植物体的器官在空间发生位置和方向的变动。下面所要讨论的各种向性运动和一部分的感性运动，都是由生长的不均匀而引起的。

1.向性运动　向性运动是指植物外界环境中的单方向刺激而引起的定向生长运动。它是由于不均匀

生长而引起的，因此切去生长区域的器官或者已停止生长的器官都不会表现向性运动。根据刺激的种类可以相应地分为向光性、向重力性、向水性和向化性等。

(1)向光性　向光性是指植物器官因单向光照而发生的定向弯曲能力，有正向光性、负向光性和横向光性三种。通常，幼苗或幼嫩的植株向光源一方弯曲，称正向光性；许多植物的根是背光生长的，称负向光性；而有些叶片是通过叶柄扭转，使自己处于对光线适合的位置，即表现横向光性。向光性是植物对外界环境的有利适应。

①感光部位和有效色光　植物的向光性以嫩茎尖、胚芽鞘和暗处生长的幼苗对单侧光最为敏感。生长旺盛的向日葵、棉花等植物的茎端还能随太阳而转动。对向光性起主要作用的光是蓝光和紫外光。从作用光谱推测，其光的受体为蓝光受体。

②向光性产生机理的研究　植物向光性生长的机理目前仍在研究中，传统的观点认为是单侧光影响了生长素浓度的差异造成的；但近年来研究表明，向光性的产生可能还与单侧光影响了生长抑制物质如萝卜宁、萝卜酰胺或黄质醛等的分布不均匀有关。

20 世纪 70 年代，有人分别采用生物测定法和物理化学方法重复了温特的实验，用生物测定法得到了与温特类似的数据；但物理化学方法显示，向光侧和背光侧的生长素含量没有明显差异。

以绿色向日葵为材料的测定结果指出，单侧光照射后，IAA 在下胚轴两侧的含量相同，但抑制物质黄质醛则是向光侧含量高；此后从萝卜苗下胚轴中分离并鉴定出萝卜宁和萝卜酰胺，用萝卜宁单侧处理可导致黄化萝卜苗下胚轴生长失衡，处理侧生长受抑；从玉米胚芽鞘中分离与鉴定出 6-甲氧基-2-苯并噻唑啉酮(MBOA)等生长抑制物质，并发现在玉米胚芽鞘中向光侧的 MBOA 含量较背光侧高 1.5 倍，而向光侧与背光侧 IAA 含量无明显差异；外施 MBOA 或类似物，能导致胚芽鞘发生类似向光弯曲生长的现象，处理侧生长慢。另外，还发现这些抑制剂的浓度不仅在向光侧增加，而且与光强呈正相关。由此表明，向光性反应并非是背光侧 IAA 含量大于向光侧所致，而是由于向光侧的生长抑制物质多于背光侧，向光侧的生长受到抑制的缘故。生长抑制剂抑制生长的原因可能是妨碍了 IAA 与 IAA 受体结合，减少 IAA 诱导与生长有关的 mRNA 的转录和蛋白质的合成。还有试验表明，生长抑制物质能阻止表皮细胞中微管的排列，引起器官的不均衡伸长。

(2)向重力性　向重力性是植物对地心引力的定向生长反应。根具有正向重力性(原理在第七章第三节的“根冠”部分有详述)，茎具有负向重力性。叶和某些植物的地下茎还有横向重力性。稻、麦倒状后，能再直立起来就是因为茎节有负向重力性的缘故。植物向重力性生长具有明显的生物学意义，既让植物地上部分尽可能地吸收太阳光，又可以使植物根伸向土壤深处，更有效地固定植物和吸收水肥。

(3)向水性和向化性　植物的根系朝向水肥较多的区域生长，其生物学意义更是十分明确。根的向水性生长也与根冠的存在有关，没有根冠的根就会失去向水性生长。花粉管伸长更表现出明显的向化性，这与花柱中的 Ca^{2+} 和生长素等存在一定的浓度梯度有关。

2.感性运动　感性运动是由没有一定方向的外界刺激引起的运动。其中，一部分属于生长运动；另一部分则是非生长运动。

(1)生长运动　生长运动是由于植物某一器官不对称的生长速度所造成的。如花瓣的上表面生长较迅速，花瓣就向下弯曲；而下表面生长迅速，花瓣就向上弯曲。由于夜晚的到来，光照和温度改变的刺激而引起的运动，为感夜运动。郁金香花在温度从 7℃上升到 17℃时，其花瓣基部内侧生长比外侧快，花就开放；相反变化时，花就关闭，这种由于温度变化的刺激所引起的感夜运动又称为感温运动。

(2)非生长运动　有些感夜运动，如某些豆科植物(花生、大豆、合欢等)一到夜晚小叶就合拢，叶柄下垂，而到白天就又张开。棉花、向日葵、花生、大豆和苜蓿等植物顶端在一天中能随太阳而转动；而叶片则通过横向光性和太阳光线始终保持一定的角度，以最大限度地吸收光能。它们叶片的这种运动是非生长运动，是叶柄基部的叶枕运动细胞膨压变化控制的，对光的反应速度可以很快，能以每小时转动 60°的速度紧跟太阳运动。

由于机械刺激而引起的植物运动称为感震运动。机械刺激包括震动、烧灼、电触、骤冷甚至是光暗变化等。最典型的感震运动是含羞草的叶片运动(图 9-45)：震动引起小叶合拢，以致传递到邻近小叶，复叶叶柄也随即下垂。这是因为含羞草复叶叶褥上下部组织结构不同：上部细胞壁厚，细胞间隙小；下部细胞壁薄，细胞间隙大。因此，感受刺激后下部原生质透性加大，组织变软，而上部组织细胞仍保持紧张状态，故复叶

叶柄即由叶褥处弯曲，产生下垂运动。小叶合拢机制与此类同，只是组织结构正好相反，故小叶合拢(图9-46)。

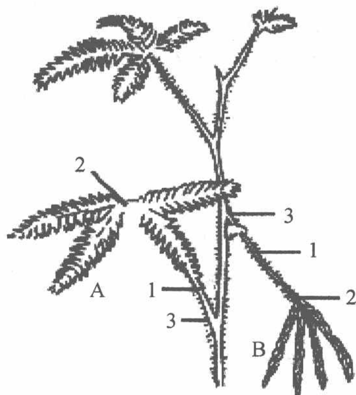


图 9-45　含羞草

A. 未受刺激的叶子　B. 受刺激后向下的叶子

1. 总叶柄　2. 小叶柄　3. 叶褥

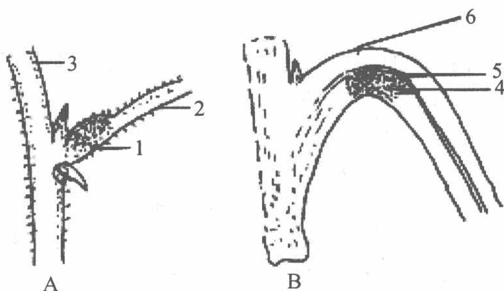


图 9-46　含羞草反应机理

A. 具叶褥的叶柄基部　B. 通过叶褥的切面

1. 叶褥　2. 叶柄　3. 茎　4. 疲软细胞的区域

5. 维管束　6. 保持紧张状态的细胞区域

第三节　植物生命活动的调控

植物生命活动的调控，其实质是通过细胞与细胞之间、个体与外界之间的信息交换来实现的。细胞之间的信息交换，其实质主要是通过激素的产生与传递，以调控基因选择性表达而起作用；相邻的细胞之间也存在某些物理或化学信号的相互作用。个体与外界之间进行信息交换，以环境条件影响体内的代谢活动而起作用。

一、植物激素的调控作用

植物在生长过程中，除了需要有机物和无机物等作为生命活动的结构物质和营养物质外，还需要有植物激素参与生长发育过程的调控。植物激素是指一些在植物体内合成，能从产生部位运送到作用部位，在低浓度(1μmol/L 以下)时能对生长发育具有显著生理作用的微量有机物。植物激素都是短命的，在细胞中不能积累，很快被破坏，这个特点与动物激素一样。

植物激素的研究始于 20 世纪 30 年代，经过半个多世纪的深入研究，以及植物激素测试技术的不断改进，至今已确认植物体内有五大类植物激素，即：生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸和乙烯。前三类都是促进生长的物质，而脱落酸和乙烯则主要是与器官的休眠、成熟和植物的衰老等过程有关的一类物质。此外，还陆续发现一些具有激素生理活性的物质，如油菜素甾体类、多胺类与茉莉酸类。需要注意的是，人们根据这些植物激素的分子结构，已经人工合成并筛选出一些与其结构相似或完全不同的，但具有植物激素生理功能的物质，如吲哚丁酸、萘乙酸、矮壮素、多效唑等。它们对植物的生长发育同样会产生明显的影响。为了与植物激素相区别，称它们为植物生长调节剂。

(一)生长素类

1. 生长素的种类　生长素是最早发现的一种植物激素，通常认为生长素的发现源于 1880 年英国科学家达尔文(Darwin)父子的金丝雀意草胚芽鞘的向光性试验，直到 1942 年才在高等植物中确认这种物质是3-吲哚乙酸(简称 IAA)(图 9-47)。现在已经证实，吲哚乙酸存在于细菌、真菌、藻类和许多高等植物中。

(1)生长素的种类　植物体中的天然生长素类，除吲哚乙酸外，还发现了吲哚乙腈、4-氯吲哚乙酸、吲哚

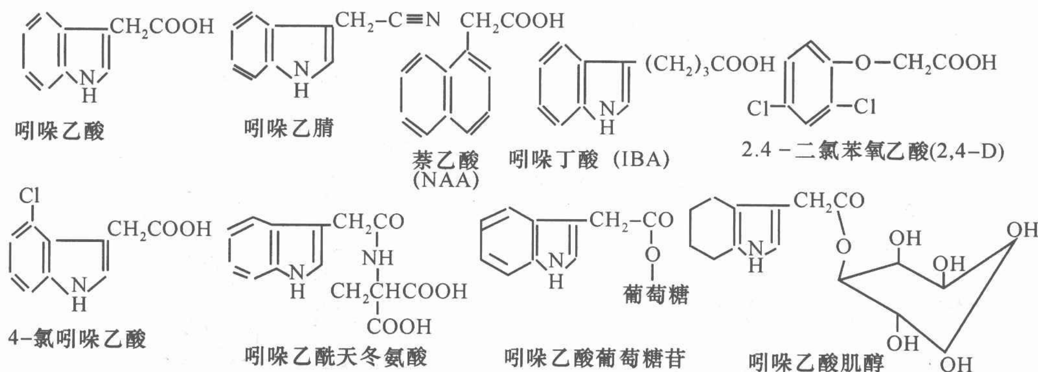


图 9-47　几种生长素类物质的分子结构

丁酸等。它们都具有不同程度的生长素活性。在对这些内源生长素类物质进行研究的过程中，人们又人工合成了一些与生长素有类似生理效应的物质，如萘乙酸（NAA）、吲哚丁酸（IBA）、2，4-二氯苯氧乙酸（2，4-D）等类生长素（图 9-47）。因此应该注意的是，狭义的生长素是指吲哚乙酸，而广义的是指作用与吲哚乙酸相同的所有物质。

（2）生长素的存在状态与活性的关系　IAA 在植物体内有两种化学状态：游离态和结合态。游离态生长素可由溶剂提取，具有生物活性。吲哚乙酸可与氨基酸等多种物质结合而成为结合态，如与天冬氨酸结构形成吲哚乙酰天冬氨酸，或称肽合 IAA。结合态生长素在种子等贮藏器官里较多，是暂时无生理活性的生长素。当它们被水解时，即释放出游离态生长素，重新表现活性而调节生长。但也有人认为结合态生长素有独特的生理活性。不同植物、不同器官中的游离态和结合态 IAA 的含量是不同的。一般来说，植物体中的 IAA 含量，每千克鲜重的材料约含几微克。植物体内生长素的含量之所以很少，这是由于 IAA 是随时产生，随时被酶（吲哚乙酸氧化酶）破坏。

2. 生长素在植物体内的合成和分布　IAA 生物合成的前体主要是色氨酸，合成的部位都是细胞快速分裂的组织，主要是植物茎的顶端分生组织（包括叶原基和幼叶）和发育中的种子，合成后即被运输到整棵植株各个部分，但它主要集中分布于生长旺盛的部位，如胚芽鞘、茎尖和根尖的分生组织、形成层、受精后的子房、幼嫩的种子等，趋于衰老的组织和器官中则很少。另外，成熟叶片、根尖也能合成少量的生长素。

3. 生长素在植物体内的运输　游离态和结合态的 IAA 在植物体的运输有两种方式。

（1）极性运输　生长素是唯一具有极性运输特点的植物激素，并且人工合成的生长素类似物在植物体内没有这种运输特点。在没有输导组织的茎尖和根尖等处，是通过薄壁细胞之间并且是单方向的短距离运输，即只能从植物形态学的上端往下运输而不能反方向运输，所以称为极性运输。也就是说在茎尖是从顶芽向茎基方向运输，而在根尖上是从根基向根尖方向运输的。这种极性运输不是地心引力的作用所致。Goldsmith（1977）提出的化学渗透极性假说认为，各细胞的底部细胞膜上有携带 IAA^- 的载体蛋白，顶端细胞膜上没有这种蛋白分子，所以 IAA^- 只能从细胞底部由载体蛋白从细胞内转运出再进入下面的细胞中，具体过程可用图 9-48 来说明。

由于质膜上质子泵的作用，细胞壁中的 H^+ 浓度更高而细胞内的 H^+ 浓度更低，因此在细胞内是负离子的 IAA^-，在细胞壁中却是分子状态的 IAA。分子状态的 IAA 亲脂性较强，可从细胞上端被动扩散过膜进入细胞，而后又解离为 IAA^-；细胞上端质膜中还有载体能让细胞壁中的 IAA^- 通过与 H^+ 共运输进入细胞。细胞内的 IAA^- 只能在细胞底部由质膜上的载体转运出质膜而进入细胞壁，并与 H^+ 结合成 IAA 分子，即又可从下面细胞的顶端进入细胞。

（2）非极性运输　这发生在有输导组织的茎秆等处，生长素随其他有机物一起通过韧皮部向上或向下进行长距离运输，如成熟叶片中合成的生长素大部分是这样运输的。这种运输对形成层的活动及侧根的发生具有调控作用。在茎尖和根尖部位还可以发生横向运输，在茎尖是单侧光引起的，在根尖是重力的作用。

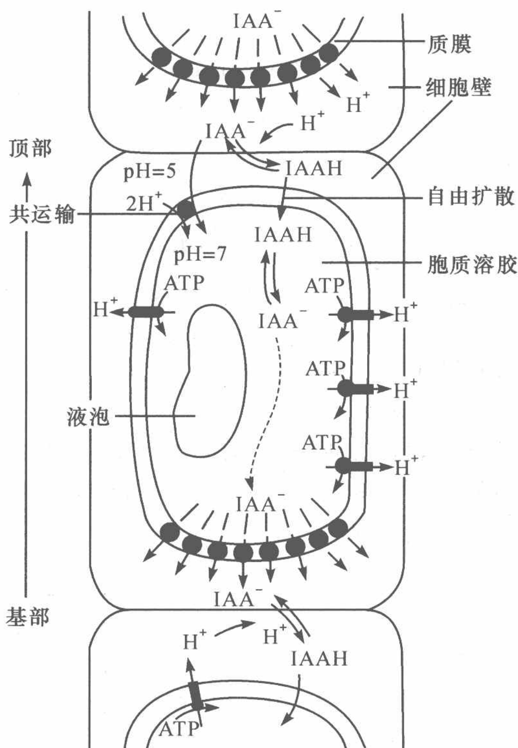


图 9-48　IAA 的化学渗透极性运输假说

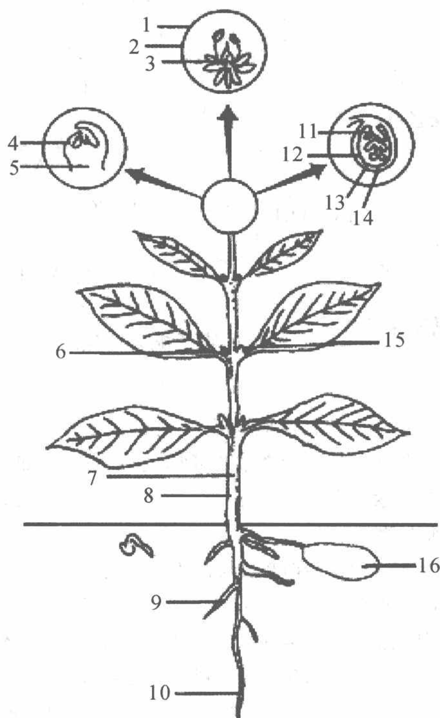


图 9-49　生长素生理作用示意图

促进：1. 增进雌花　2. 单性结实　3. 子房壁生长　4. 细胞分裂　5. 维管束分化　6. 乙烯产生　7. 形成层的活性　8. 不定根的形成　9. 侧根形成　10. 伸长生长　11. 种子生长　12. 果实生长　13. 乙烯产生　14. 坐果

抑制：15. 侧枝生长　16. 块根形成

3. 生长素的生理作用　生长素具有十分广泛的生理作用(图 9-49)。从分子水平看，能促进 DNA 复制和有关 mRNA 及蛋白质的合成，激活纤维素酶的活性，促进乙烯的合成；从细胞水平看，它可以影响细胞的伸长、核分裂和分化；从器官水平看，它可以影响营养器官和生殖器官的生长、成熟和衰老。在这些生理作用中，最基本的作用是促进细胞伸长生长。这里需要注意的是，生长素对细胞伸长的促进作用，与生长素的浓度、植物的种类与器官、细胞的年龄等因素有关，如图 9-50。一般情况下，生长素在低浓度时可促进生长，过高浓度时则会抑制生长，甚至会导致植物受伤死亡。双子叶植物一般比单子叶植物敏感。营养器官比生殖器官敏感。根比芽敏感，芽比茎敏感，幼嫩细胞比成熟细胞敏感，而老细胞则比较迟钝。具体体现在以下方面：

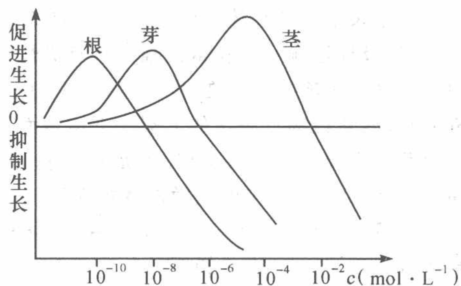


图 9-50　同一植物的不同器官对生长素浓度的反应

(横坐标表示的是生长素的物质的量浓度，用字母 c 表示，单位是摩尔每升)

(1)生长素刺激植物生长　一定浓度的生长素有刺激细胞向长轴生长的作用，也有刺激细胞分裂的作用。如果剪下植物枝条，在断面上涂以适量 IAA，切面上的形成层细胞就可分裂而产生大量薄壁细胞，形成组织块，即愈伤组织。愈伤组织能分化而产生不定根。果树、园艺上常用这个办法来扦插繁殖植物。

生长素只有在一定浓度之内才能使细胞延长，超过一定浓度(根约 10^{-8} mol/L，茎约 10^{-2} mol/L)，生长素就不但不促使细胞延长，反而抑制细胞延长。但是，大于 10^{-8} mol/L 的高浓度生长素可以促进侧根和不

定根的发生。

高浓度IAA抑制细胞延长的作用,可能是由于乙烯的作用。有人(R. S. Burg)做过这样的实验:将几种开花植物的根尖放在含不同浓度IAA的培养液中,加入少量蔗糖作为能源分子,同时也将另一些根尖放在含同量蔗糖但不含生长素的培养液中,作为对照。他发现在有生长素的培养液中出现了乙烯。生长素浓度越高,培养液中乙烯含量也就越高,根尖的生长也越受抑制。可见生长素诱导根合成了乙烯,而乙烯抑制了根的生长。根的向地性大概也是由于乙烯集中于平放根的底面所致。所以植物的生长不是简单地取决于一种激素,而往往是多种因素调节控制的结果。

(2)生长素和果实发育 通常没有授粉的花不能发育成果实,它们总是要从茎相连的地方形成离层,从离层处脱落。只有授了粉,花才不脱落,才能逐渐长大发育而成果实。在授粉时,子房同时接受了花粉带来的生长素;更重要的是,由于花粉中含有使色氨酸转变成生长素的酶系,并在花粉管生长过程中能被分泌到雌蕊组织而引起花柱和子房产生大量的生长素。这些生长素抑制离层的产生,使花不致脱落而继续发育,又刺激子房(或花托)的细胞长大并分裂。而子房内正在发育的种子也能合成生长素,这就保证了果实的继续生长、成熟。

有些植物的果实不含种子,如香蕉,这可能是由于这类植物的组织能大量合成生长素,因而果实不经授粉就能生长。园艺家利用生长素已经培育出一些无籽果实,如无籽黄瓜、无籽西瓜、无籽西红柿等,但尚不能培养出无籽的桃、李、樱桃等。

(3)生长素的其他生物学效应 生长素还有促进植物休眠,抑制块茎、块根和鳞茎的发芽,增加棉花、果树的坐果率,诱导菠萝开花等作用。此外,生长素对形成层的细胞分化也有调节的作用:春季,植物芽萌动,芽产生的生长素下行而到树干的形成层,推动形成层细胞的分裂。形成层向内分裂产生的细胞,在生长素的作用下,分化为木质部组织。形成层向外分裂的细胞,则由于韧皮部高浓度蔗糖和另一种激素,即赤霉素的存在,分化而成韧皮部组织。还有,生长素与顶端优势、植物顶端的向光性生长和根的向地性生长有重要关系。

总之,生长素对植物的生命活动有促进或抑制的作用。促进作用表现为:促进茎叶的生长、叶片的扩大、雌花的形成、单性结实、子房壁生长、种子和果实的生长发育、坐果、维管束的分化、形成层活性、不定根和侧根的形成、伤口的愈合、顶端优势等。抑制作用表现为:抑制花、果实和幼叶的脱落,抑制侧枝的生长,抑制块根的形成等。

4. 生长素的作用机理 无论是植物激素还是动物激素,它们作用于细胞的首要条件是能够为细胞所识别和接受。也就是说,它们的靶细胞具有能与激素分子结合的受体,接受了激素分子就能发生反应;没有这种受体的细胞,对于这种激素就不发生反应,这就是激素特异性的由来。植物激素的特异性远不如动物激素那样鲜明。至于激素与受体蛋白结合之后细胞何以就能发生相应的反应,发生了哪些生物学的变化,这些问题还不能圆满解答。但目前已发现有以下两个事实:

第一,实验证明,生长素能使它所作用的细胞继续合成相关的mRNA和蛋白质,因此建立了基因表达学说。

第二,一些植物生理学家根据生长素对细胞壁的作用提出了"酸—生长假说"。该假说认为:生长素能诱导细胞核基因的选择性表达,产生质子泵,并进一步诱导质子泵整合到质膜上。质膜上的质子泵将H^+泵出细胞而进入新生细胞的初生壁,细胞壁因pH降低引起一些酶活性的提高,对酸不稳定的键(H键等)也断裂,导致多糖链被破坏而变得松弛柔软,纤维素的纤丝彼此松开,细胞吸胀,加上膨压作用,细胞就延长了,如图9-51。实验证明,质子和其他酸性物质都可以诱导植物细胞伸长,而中性的缓冲液就没有这个效果。

生长素对质子泵的具体作用,Taiz等(2006)认为:①生长素进入细胞核中,与结合在质子泵(即H^+—ATP酶)基因启动子上的"IAA受体—抑制剂复合体"结合,导致复合体分解,启动质子泵基因转录并在内质网膜上翻译成质子泵和IAA受体(称APB1),且整合在膜上,继而存在于内质网形成的囊泡上;②IAA与囊泡上的部分APB1结合,诱导囊泡移动并融入高尔基体膜上,进一步修饰加工;③高尔基体产生含有质子泵和APB1的囊泡、移动并融入质膜上,IAA与APB1结合能稳定质膜上质子泵结构的作用。

上述的两种作用可能是同时存在的,可以认为生长素一方面使细胞壁变得疏松,同时还促进蛋白质的合成,从而实现了细胞的生长。

5. 类生长素的农业应用 类生长素中有些物质由于合成原料广泛,生产过程简单,生理活性高,效果稳定,因此在农业生产上已广泛应用。例如吲哚丁酸、萘乙酸可以促进插枝生根,2,4-D可以促进菠萝开花、

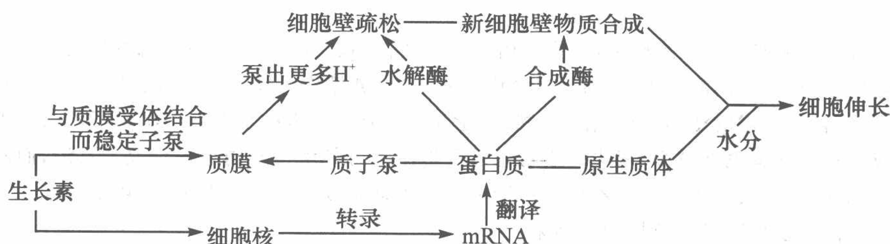


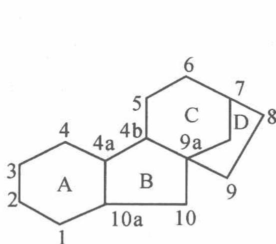
图 9-51 生长素对细胞伸长的影响图解

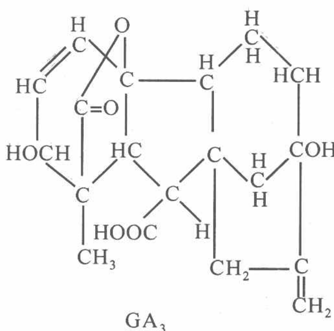
防止棉花花铃脱落，NAA 甲酯可以延长马铃薯块茎的休眠等等。但必须指出，在施用时必须注意用药浓度、用药时间和植物的生理状态。否则会导致不可弥补的损失。

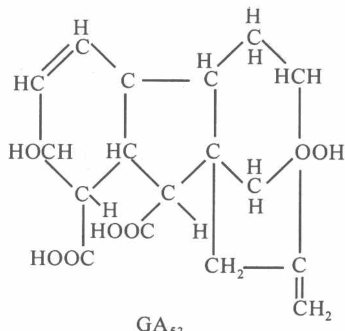
（二）赤霉素

1. 赤毒素的发现和分子结构　赤霉素是日本的黑泽英一于 1926 年在研究水稻恶苗症的过程中发现的，并由日本的薮田贞次郎等人于 1935 年从水稻赤霉菌的分泌物中成功分离并定名了赤霉素，简称 GA。现在已经证实，它是植物界中普遍存在的一类植物激素。到 1998 年，人们已发现了 126 种赤霉素。按其发现的顺序，分别简写为 GA_1、GA_2、GA_3……GA_{126}。

对赤霉素类物质的研究，人们发现所有的赤霉素在化学结构上都有共同的基本骨架，这个骨架基本结构含有 4 个碳环，称赤霉烷环。以含碳原子数目的不同，又可分为 C_{19} 和 C_{20} 两类赤霉素。C_{19} 类赤霉素的生理活性高于 C_{20} 类赤霉素。


赤霉烷环


GA_3


GA_{53}

2. 赤霉素的生物合成部位、存在状态和运输　现在人工生产的赤霉素主要是通过赤霉菌的液体培养方法提取。在高等植物体内赤霉素的合成和分布主要在生长中的种子、果实、嫩叶、茎尖和根尖中。合成的自由型赤霉素亦可以与糖和蛋白质结合而形成束缚型赤霉素。但束缚型赤霉素不具生理活性，只有水解形成自由型赤霉素时才具生理活性。在成熟的种子中，赤霉素呈束缚型，而在萌发的种子中自由型赤霉素含量增高，则是一部分由束缚型水解而来的，一部分是在胚中重新合成的。赤霉素运输无极性，通过筛管下运而通过导管上运。

3. 赤霉素的生理作用　赤霉素对不同器官的发育有着不同的效果。

促进作用：①在分子水平上，赤霉素能促进有关 RNA 和蛋白质的合成。②在细胞水平上，赤霉素能显著促进细胞伸长（但机理与生长素有所不同），同时也有促进细胞分裂和分化的作用。③在器官水平上，赤霉素能促进花冠和雄蕊的发育、单性结实、叶片扩大、抽苔、茎延长、侧枝生长、种子发芽、果实生长、某些植物开花和坐果。

抑制作用：抑制个体成熟、衰老、侧芽休眠和块茎形成。

4. 赤霉素在生产上的应用　促进麦粒糊粉层细胞大量产生 α-淀粉酶，应用于啤酒生产；促进植物茎叶生长；抑制离层形成而防止花果脱落；打破种子和块茎、块根的休眠。

（三）细胞分裂素

1. 细胞分裂素的发现和结构　细胞分裂素的发现源于烟草髓部的组织培养，Skoog 和崔澂发现在培养基中加入酵母提取液可促进髓的细胞分裂，研究证实是 DNA 的降解产物 N^6-呋喃甲基氨基嘌呤完成这一

作用的，并称之为激动素。后来又发现玉米素、异戊烯基腺嘌呤、异戊烯基腺苷等都有促进细胞分裂的作用。于是人们现在把具有与激动素相同生理活性的所有物质统称为细胞分裂素（简称 CTK）。

从化学结构上讲，细胞分裂素是腺嘌呤（即氨基嘌呤）的衍生物，甚至有的细胞分裂素本身就是 tRNA 的组成部分。细胞中的细胞分裂素有的是游离的，具有生理活性；有的是处于结合状态的，如作为 tRNA 分子组成部分的细胞分裂素，这种类型的细胞分裂素必须通过降解释放出来后才有生理活性。

2. 细胞分裂素的合成部位和分布　细胞分裂素的主要合成部位是根尖分生组织。根部合成的细胞分裂素由木质部导管运输到其他部分。细胞分裂素存在于细胞分裂旺盛的根尖、茎尖、幼叶、正在发育的果实和种子等部位。细胞分裂素在植物体中的含量通常为每克鲜重材料含 1～1000μg。

3. 细胞分裂素的生理作用　在分子水平上，细胞分裂素能促进转录和翻译，包括合成细胞分裂所需要的各种酶；抑制叶绿素降解。在细胞水平上，细胞分裂素能促进细胞质分裂和扩大（不只是伸长）。因此，一定量的生长素和细胞分裂素能共同而又有效地促进细胞分裂。在器官水平上，细胞分裂素能诱导芽分化、促进种子发芽、侧芽生长、叶片扩大、气孔张开、偏上性生长、伤口愈合及促进营养物质运输等；抑制不定根形成、侧根形成，延缓叶片衰老。

4. 细胞分裂素的应用

(1)促进外植体细胞分裂，诱导愈伤组织分化产生芽　在植物组织培养中，细胞分裂素的应用很普遍。试验指出，将胡萝卜根的韧皮部薄壁细胞，放在含有全部营养物质、维生素以及其他植物生长物质而没细胞分裂素的培养基中，细胞很少分裂，生长极少。但是，当培养基中加入细胞分裂素后，细胞就进行分裂，组织增大，产生愈伤组织。试验还指出，在烟草愈伤组织的培养中，当细胞分裂素和生长素的比值维持在高水平时（为 10），愈伤组织中的一些细胞可以形成芽、叶片和茎。但是如果细胞分裂素和生长素的比例低时（为 0.01），则有利于根的形成。而如果二者基本相等时（为 0.1），则只保持愈伤组织持续生长（图9-52）。

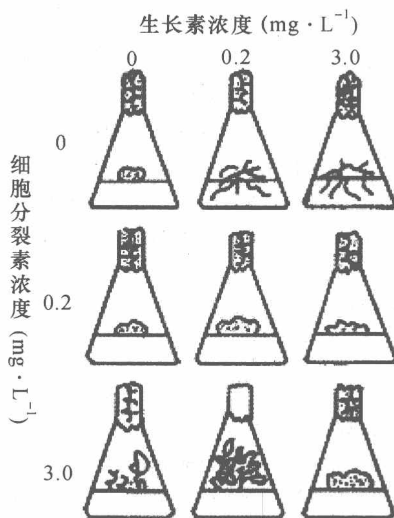


图 9-52　不同浓度的生长素和细胞分裂素对烟草愈伤组织器官产生的影响

(2)延长蔬菜的贮藏时间，防止果树生理性落果　生长素、赤霉素和细胞分裂素的发现，解释了植物的生长、顶端优势与向性运动等，但难以解释器官的休眠、植物的衰老等生理现象。这些生理现象的解释还牵涉到植物体内的另外两类植物激素：脱落酸和乙烯。

（四）脱落酸

1. 脱落酸的发现和分子结构　1963 年，美国的 Addicott 等从未成熟的棉桃中分离出一种物质，它可以促使棉桃的早熟脱落和最终脱落，故称脱落素Ⅱ（在这之前，还有人发现了一种促进棉花落叶的物质）。几乎在同时，英国的 Wareing 等也从槭树叶片中分离出一种物质，它可以导致芽的休眠，故称休眠素。后来证实脱落素Ⅱ和休眠素是同一种物质，改称为脱落酸（ABA），是以异戊二烯为基本单位的倍半萜羧酸（图9-53）。在生物合成上，赤霉素、细胞分裂素和脱落酸三者之间有着密切的关系（图 9-54）。

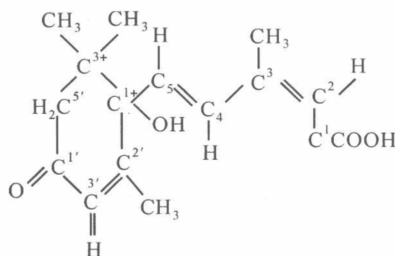


图 9-53　脱落酸的分子结构

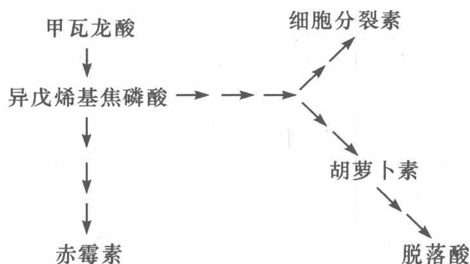


图 9-54　赤霉素、细胞分裂素和脱落酸的合成关系

2.脱落酸的生物合成部位和运输　脱落酸主要在根冠和衰老叶片的质体中合成，但分布在各器官和组织中，其含量大多为每克鲜重 10～50μg。脱落酸运输没有极性，在木质部和韧皮部都可运输，但主要发生在韧皮部。植物全身都有脱落酸的分布，但以将要脱落的或进入休眠的器官和组织中较多，在逆境中含量会迅速增多。

3.脱落酸的生理功能　虽然脱落酸是在研究棉桃脱落的过程中发现的，并且长期以来认为脱落酸是一种抑制型激素，但现在已经认识到主宰植物器官脱落的内源激素是乙烯和生长素，并且脱落酸是一种具有多种生理功能的内源激素。

在分子水平上，脱落酸能抑制 DNA、RNA 和蛋白质的合成。在细胞水平上，阻止 mRNA 与核糖体结合，抑制细胞伸长。在器官水平上，促进叶、花、果的脱落，促进气孔关闭、种子及侧芽和块茎的休眠、叶片衰老、果实产生乙烯、果实成熟，促进光合产物运往发育着的种子；抑制种子发芽、IAA 运输和植株生长。脱落酸的三大作用简介如下：

(1)脱落酸能诱导多种木本多年生植物的休眠和种子的休眠作用。当日照射时数低于某一阈值时，植物体内的脱落酸就会形成，从而引起芽的一系列变化而进入休眠状态。种子休眠的另一个原因是胚缺乏赤霉素(GA)。实际上，决定种子休眠还是萌发的不是 ABA 和 GA 的绝对量而是相对量，ABA/GA 的比值有决定种子细胞中储藏物(淀粉、脂肪和储藏性蛋白质等)是合成还是水解的作用。

(2)脱落酸在气孔关闭中起主导作用。在干旱或盐渍等条件下，植物体内的 ABA 都明显增加，而水涝时却减少。例如小麦正常叶片 ABA 含量为 44μg/kg(鲜重)，在干燥气流中使叶片萎蔫 4h，ABA 含量就会上升到 257μg/kg(鲜重)。具体见本章第一节中的“植物体的水分代谢”。

(3)脱落酸促进离层的产生，因而促进花、果、叶的脱落。内生的脱落酸才有这一明显的作用，甚至比乙烯的作用还强；而外源的脱落酸作用甚微，远不如乙烯。日照时数的减少，产生脱落酸。实验证明，脱落酸对于脱落的作用是通过乙烯起作用的。

日照缩短、干旱、水涝或盐渍都能导致植物体内大量合成脱落酸，使植物体及种子休眠、气孔关闭、落花落果落叶，从而提高抗逆能力以适应不良环境。

(五)乙　烯

1.乙烯的发现　乙烯的发现可以追溯到 20 世纪初。在研究青绿柠檬成熟的过程中，人们就推测“煤炉气”中的乙烯有加快果实成熟的作用。1935 年前后，Gane 等证实了乙烯是果实成熟时的产物，它可以促进果实自身的成熟。到 20 世纪 60 年代后，由于气相色谱技术可以检测出体积分数为 10^{-9} 的乙烯浓度，才对乙烯的生物合成及多种生理作用的研究有了进一步的认识，并公认乙烯是一种植物激素。

2.乙烯的生物合成部位和分布　乙烯($CH_2=CH_2$)是最简单的烯烃。几乎高等植物的所有器官都能合成乙烯，其中乙烯合成量最多的器官是成熟的果实，形成层也是乙烯合成的活跃部位。几乎所有的不良环境条件(如切割、病害、旱害、涝害、低温、高温)都能提高植物体的各部分合成乙烯的能力；植物衰老和将要脱落的器官中乙烯合成量也会大幅度增加；生长素促进乙烯的合成，在生长素产量高的部分，乙烯产量也高。乙烯的合成前体是蛋氨酸。

在植物的根、茎、叶、花和果实种子中都有乙烯存在，但其含量极少。乙烯在成熟组织及正在分裂生长中的组织里则含量较高。

3.乙烯的运输　短距离运输乙烯可以通过细胞间隙进行扩散，长距离运输依靠其直接前体 ACC(1-氨基环丙烷基羧酸)在木质部溶液中运输。

4.乙烯的生理作用　在分子水平上，乙烯能促进 DNA、RNA 和某些蛋白质的生物合成，抑制生长素的合成与运输。在细胞水平上，能促进细胞的扩大。在器官水平上具体表现如下：

(1)乙烯促进苹果、梨、香蕉等果实的成熟。在幼嫩果实组织中乙烯含量很低，当果实成熟时，乙烯的形成迅速增加，使呼吸代谢加强，引起果实果肉内有机物的强烈转化，并最后达到可食状态。用乙烯催熟香蕉、苹果等果实，或除去乙烯，阻止乙烯的形成以延缓果实的成熟，在生产上都已广泛应用。但由于乙烯是气体，在使用中不太方便，故常用人工合成的液体乙烯利(商品名称)，它被植物吸收后会很快释放出乙烯而起到催熟作用。乙烯利在常温和 pH=3 以下都很稳定，使用时应予以注意。

(2)乙烯能调节茎的伸长生长。将黄化豌豆幼苗放在微量乙烯气体中，其上胚轴就表现出“三重反应”：抑制茎的伸长生长；促进横向加粗；负向重力性消失，上胚轴向水平方向生长(图 9-55)。三重反应是乙烯的

典型的生物学效应，由于在不同的乙烯浓度下所表现的反应有明显差异，所以可作为乙烯生物鉴定的方法。

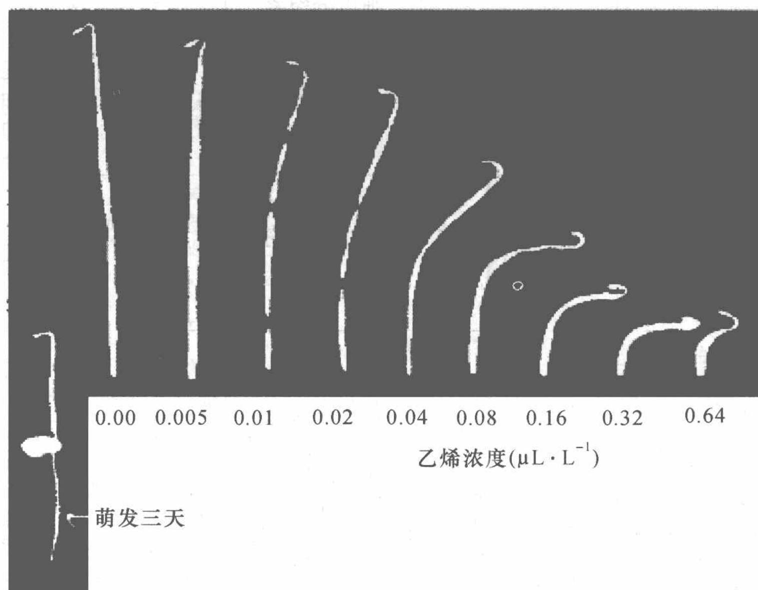


图 9-55　不同浓度乙烯对黄化豌豆幼苗的抑制作(自潘瑞炽等)

(3)乙烯促进叶片的衰老和离层的形成。这主要是由于乙烯能促进纤维素酶和果胶酶的合成和活性的提高，并促使该酶由原生质体释放到细胞壁中，引起细胞壁分解。

(4)乙烯可诱导不定根和根毛的发生，促进许多植物(如落花生及一些杂草)种子的萌发，促进某些植物(如菠萝)的开花，亦能促进块茎块根休眠的解除，促进某些植物(如橡胶树)次生物质的分泌。

综上所述，五大植物激素的合成部位、分布、运输和作用可归纳为表 9-8 所示。在分子水平上，植物激素都是通过影响基因的选择性表达来对植物的生命活动起作用的。在细胞水平上，生长素和赤霉素促进细胞伸长，细胞分裂素促进细胞扩大，三种激素都能促进细胞分裂和分化。在器官水平上，可具体归纳为表 9-9。

表 9-8　五大植物激素的合成部位、分布、运输和作用

	生长素(IAA)	赤霉素(GA)	细胞分裂素(CTK)	脱落酸(ABA)	乙烯(Eth)
合成的前体物	色氨酸等	异戊二烯基焦磷酸	AMP＋异戊二烯基焦磷酸	异戊二烯基焦磷酸	蛋氨酸
合成的主要部位	叶原基、幼叶和正发育的种子	生长中的种子和果实为主，嫩叶和茎尖也能合成	根尖分生组织	根冠和衰老叶片的各种质体	成熟的果实，衰老和将脱落的器官
分布的主要部位	胚芽鞘、茎尖和根尖的分生组织，形成层，受精后的子房，幼嫩的种子等生长旺盛的部位	同生长素的分布	细胞分裂旺盛的根尖、茎尖、幼叶、正在发育的果实和种子等	将要脱落的或进入休眠的器官和组织中	同合成部位
运输	细胞间为极性运输(茎尖→根尖)；长距离为筛管的无极性运输	运输无极性，通过筛管下运而通过导管上运	由根尖通过导管向其他部位运输	运输无极性，在木质部和韧皮部都可运输，但主要发生在韧皮部	细胞间隙扩散，ACC 通过导管

续　表

		生长素(IAA)	赤霉素(GA)	细胞分裂素(CTK)	脱落酸(ABA)	乙烯(Eth)
作用	分子水平	促进DNA复制、转录和翻译，提高纤维素酶的活性，促进乙烯的合成	促进转录和翻译。促进种子产生多种水解酶	促进转录和翻译，抑制叶绿素降解	抑制DNA、RNA和蛋白质的合成	促进DNA、RNA和蛋白质的合成。抑制生长素的合成
	细胞水平	促进细胞的伸长生长，还能促进细胞核分裂和分化，尤其是诱导维管束分化	促进细胞的伸长生长，还能促进细胞分裂和分化	促进细胞质分裂和膨大	阻止mRNA与核糖体结合，抑制细胞伸长	促进细胞扩大
作用	器官水平	促进茎叶的长长、叶片的扩大、雌花的形成、单性结实、种子和果实的生长发育、维管束的分化、形成层活性、不定根和侧根的形成、伤口的愈合、顶端优势等。抑制花、果实和幼叶的脱落，侧枝的生长，块根的形成等	促进花冠和雄蕊发育、单性结实、叶片扩大、抽苔、茎延长、侧枝生长、种子发芽、果实生长。抑制成熟、衰老、侧芽休眠和块茎形成	促进侧芽和不定芽生长和分化、促进种子发芽、叶片扩大、气孔张开及促进营养物质运输等。抑制不定根和侧根形成，延缓叶片衰老和抑制离层产生	促进离层产生，促进气孔关闭、种子及侧芽和块茎的休眠、叶片衰老、果实产生乙烯、果实成熟，促进光合产物运往发育着的种子。抑制种子发芽、IAA运输和植株生长	促进果实成熟、叶片衰老和离层的形成、种子萌发、开花，解除休眠，诱导不定根的发生。促进某些植物次生产物的分泌。三重反应
应用		促使插枝生根，阻止器官脱落，促进结实，促进菠萝开花	促进麦芽的糖化，促进营养生长，阻止器官脱落，打破休眠	促进外植体细胞分裂，诱导愈伤组织分化产生芽。延长蔬菜的贮藏时间，防止果树生理性落果	提高抗逆性，促进休眠	果实催熟、促进次生物质的分泌、促进菠萝开花

表9-9　五大植物激素对植物各器官生长发育的影响

影响项目	生长素	赤霉素	细胞分裂素	脱落酸	乙烯
侧根、不定根形成	+		−		+
块根、块茎形成	−	−		休眠	
茎	长长	长长	茎芽分化	抑制生长	抑制长长 促进长粗
侧芽发育	−	+	+	−	
叶的生长	扩大	扩大	扩大		
叶的衰老			−	+	+
气孔			打开	关闭	
离层的形成	−	+	−	+	+
花	雌花形成	雄花形成			开花
单性结实	+	+			

续 表

影响项目	生长素	赤霉素	细胞分裂素	脱落酸	乙烯
果实发育	+	+			
果实成熟				+	+
种子发育	+				
种子萌发		+	+	−	+
个体衰老		−	−	+	
注:"+"示促进,"−"示抑制					

(六)激素间的相互作用

植物激素对植物生长发育过程的调节和控制,在大多数的情况下,不是各自单独地发挥作用,而是通过复杂的途径综合和协调地调节着植物的生长发育进程。植物激素间的相互作用可以表现为协同、拮抗、反馈和连锁四种关系。

1. 协同　即一类激素的存在可以增强另一类激素的生理效应。如生长素和赤霉素对茎切段伸长生长的影响,表现增效作用(图 9-56,表 9-9)。赤霉素可以促进生长素的合成,并可以提高生长素的含量。

2. 拮抗　即一类激素的作用可抵消另一类激素的作用。如赤霉素能诱导大麦 α-淀粉酶的合成,有促进种子萌发的作用,这可被脱落酸抑制;脱落酸对生长的抑制作用可被细胞分裂素所消除。另外,生长素与细胞分裂素对植物顶端优势有相反的效果;生长素与乙烯对叶片脱落也有相反的作用。

3. 反馈　即一类激素影响到另一类激素的水平后,又反而影响原激素的作用。例如超浓度的生长素可以促进乙烯的形成;而乙烯产生一定数量之后,又反而抑制生长素的合成和运输,使生长素浓度下降,两者呈负反馈。

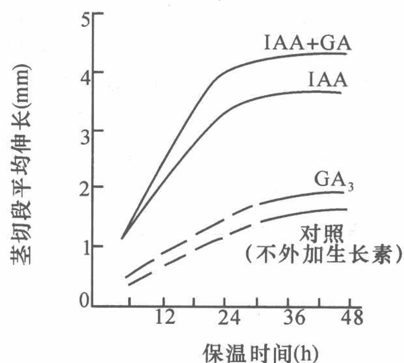


图 9-56　生长素和赤霉素对离体豌豆节间切段伸长生长的效应

4. 连锁　即几类植物激素在植物生长发育过程中相继起特定的作用,共同调节植物性状的表现。例如小麦籽粒发育过程中,几种植物激素含量顺序出现高峰,其变化规律正好与籽粒发育相适应(图 9-57)。

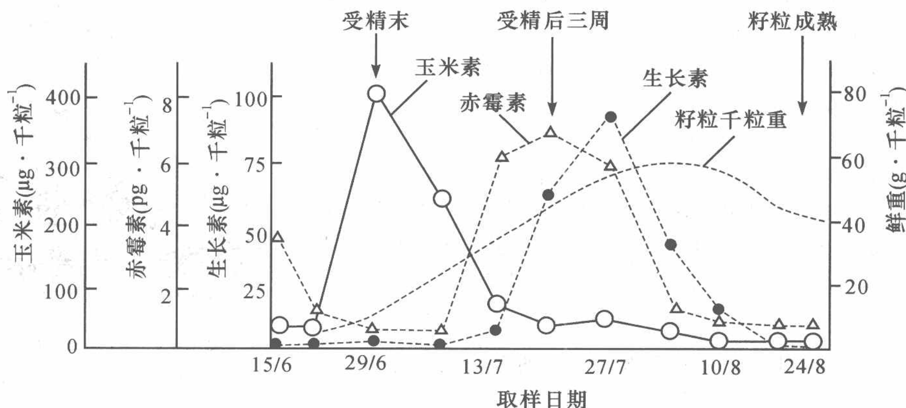


图 9-57　小麦籽粒不同发育时期玉米素、赤霉素、生长素含量的变化

实际上,植物激素间的相互作用远比以上几种类型复杂。因此,在研究分析各种激素对植物生长发育过程的影响时,需要充分考虑激素间的相互关系,还要充分考虑环境对激素的影响。植物除含有上述五类

激素外,还含有很多微量有机化合物,在不同情况下对植物生长发育表现特殊的调节作用,例如油菜素甾体类等,它们对植物生长发育的调节作用还在研究之中。它们与激素也有相互作用,并综合影响着植物的生长发育进程。

二、环境因素的调控作用

从一株幼嫩的小苗,生长发育成为一株健壮的植株,并开花结实,是植物体内部遗传信息在一定的环境条件下逐步表达的过程。因此,我们不仅要研究植物激素对植物生长发育的影响,还应了解环境条件包括水分、矿质、光照、温度、机械刺激、重力、病原因子等因素的影响。

(一)光

光对植物生长的影响有能源和信号的作用,也可分为间接作用和直接作用。

1.间接作用　光是进行光合作用的必要条件。这里包括光是光合作用能量的来源,还包括光是叶绿素形成的信号条件。植物的光合作用对光能的需求较多,是一种“高能反应”。

2.直接作用　指光对植物形态建成的作用。这是光作为信号,对某些种子(如烟草、莴苣)萌发、抑制生长、植物运动(向性、感性和趋性运动)、植物转绿、植物成花、果实成色等的作用。在植物可接受光的范围里,有三个光区:红光及远红光区、蓝光及330～390nm的紫外光区、280～320的紫外光区。作为光信号,通过三个对应的光受体:光敏色素、隐花色素(或称蓝光/紫外光－A受体)、紫外光－B受体(UV－B受体),达到光周期的诱导作用。与光合色素比较,光受体对光质、光量、光照时间和光照方向的变化都有不同的反应而发挥作用。由于光对植物形态建成的影响,只需要短时间,较弱的光照强度,因此植物形态建成对光的要求是一种“低能反应”。光对植物形态建成的作用可分以下两种情况。

(1)光对生长的抑制作用　光照可以直接抑制植物的生长,并且在一定范围内随光强度的增加而增大。光对生长的抑制作用主要是蓝紫光,特别是紫外光。高山空气稀薄,短波光容易透过,紫外光尤其丰富,这也是高山植物比平原植物矮小的原因之一。

光抑制植物生长的原因之一,与光对生长素的破坏有关。光可以通过促使吲哚乙酸氧化酶的活性增高而使生长素光氧化,其光氧化产物(主要是3-亚甲基氧化吲哚)没有促进细胞伸长的活性。

(2)光促进组织的分化　光有促进营养器官和花芽分化的作用。黑暗中生长的幼苗表现出典型的黄化现象(图9-58)。黄化现象表现为:茎细长而柔弱,节间很长,机械组织不发达,茎端呈钩状弯曲;叶小不开展,缺乏叶绿素,全株呈黄白色;根系发育不良。具黄化现象的幼苗叫黄化幼苗。但在光照下,不会出现黄化现象,组织和器官发生了正常的分化,光促进了植物正常的形态建成。短日照能诱导脱落酸的产生,引起植物体和种子的休眠、离层的形成。

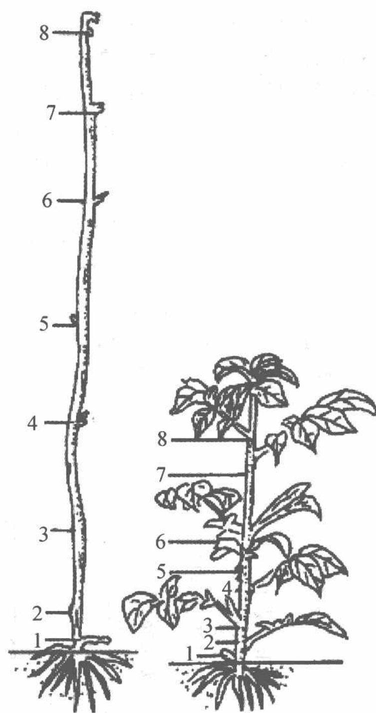


图9-58　马铃薯的幼苗
A. 黑暗中生长的黄化幼苗
B. 光下生长的幼苗
1～8指茎上的节顺序

用不同波长而能量相等的光照射黑暗中生长的黄化幼苗,可以观察到:在使植株的形态趋于正常方面,以红光照射最为有效。但红光的效应可被随后的远红光照射所消除,而被远红光抵消的红光效应还可以再次被红光恢复。这一现象与种子萌发时产生的可逆现象是一致的,这与体内存在的光敏色素有关。至于光周期诱导花芽分化将在本节下一个内容“花芽分化的诱导”中介绍。

(二)温　度

1.温度综合影响生长　植物只有在一定的温度范围内才能够生长。温度对生长的影响是综合的,它既可以通过影响光合、呼吸、蒸腾等代谢过程,也可以通过影响有机物的合成和运输等代谢过程来影响植物的生长,还可以直接影响土温、气温,通过影响水肥的吸收和输导来影响植物的生长。

2.温度三基点　由于参与代谢活动的酶的活性在不同温度下有不同的表现,所以温度对植物生长的影

响也具有最低、最适和最高温度三基点。植物只能在最低温度与最高温度范围内生长。虽然生长有最适温度，但这并不是植物生长最健壮的温度。因为在最适温度下，植物体内的有机物消耗过多，植株反倒长得细长柔弱。因此在生产实践上培育健壮植株，常常要求低于最适温度的温度，这个温度称协调的最适温度。

(1)不同植物生长的温度三基点不同　这与植物的原产地气候条件有关。原产热带或亚热带的植物，温度三基点偏高，分别为10℃、30～35℃、45℃；原产温带的植物，温度三基点偏低，分别为5℃、25～30℃、35～40℃；原产寒带的植物生长的温度三基点更低，北极的或高山上的植物可在0℃或0℃以下的温度生长，最适温度一般很少超过10。

(2)同一植物的温度三基点还随器官和生育期而异　一般根生长的温度三基点比芽的低。例如苹果根系生长的温度三基点分别为10℃、13～26℃、28℃，而地上部分的均高于此温度。多数一年生植物，从生长初期经开花到结实这三个阶段中，生长最适温度是逐渐上升的，这种要求正好同从春到早秋的温度变化相适应。

3.生长的温周期现象

(1)生长的温周期现象　人工气候室的实验资料证明，在白天温度较高、夜晚温度较低的周期变化中，植物的营养生长最好。如番茄植株在日温为26℃、夜温为20℃的昼高夜低的温差下，比昼夜25℃恒温条件下生长得更快(图9-59)。在自然条件下，也具有日温较高和夜温较低的周期变化。植物对这种昼夜温度周期性变化的反应，称为生长的温周期现象。

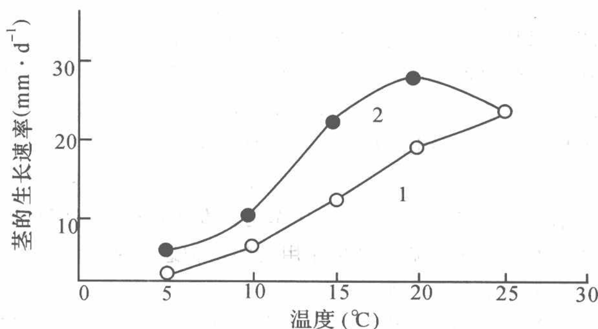


图9-59　番茄植株的生长速率

1. 整株植物在恒定的昼夜温度条件下　2. 整株植物在日温26℃(16h光照)和不同的夜温(如横坐标所示)条件下

(2)生长温周期现象的原因　日温较高夜温较低能促进植物营养生长的原因，主要是昼夜有机物的积累：白天温度较高，在强光下更有利于光合速率的提高，为生长提供了充分的物质；夜温降低，可减少呼吸作用对有机物的消耗。此外，较低的夜温有利于根的生长和细胞分裂素的合成，因而也提高了整株植物的生长速率。

4.低温诱导花芽分化　具体内容见本节下一个内容“花芽分化的诱导”。

(三)环境条件的综合影响

在自然条件下，水分、矿质、光照、温度等因素对植物生长的影响是交叉、综合的影响。首先，各环境因子之间本身就存在相互影响。例如阴雨天、光照暗淡、气温下降、土壤水分增加、土壤通气不良等反应会连锁地发生，影响植物生长。其次，各环境因子之间还会通过植物体生命活动的联系而相互影响。例如光照促进光合作用；光照会促进蒸腾作用，蒸腾作用加强又会影响矿质元素的运输和供应，有关矿质元素的利用会促进光合色素和相关酶的合成而促进光合作用。

总之，各因素彼此之间既可相互促进又可相互制约。并且，环境因素有的还能通过对相关激素的合成、分解和运输等方面来起调控作用的。

三、花芽分化的诱导

花芽分化是植物生活史中的一个重大转折点，它意味着植物从营养生长转变为生殖生长。虽然植物有一年生、二年生、多年生之分，但这种转变都只能发生在植物一生的某一时刻，也就是说植物必须达到一定年龄或生理状态时，才能在适宜的条件下诱导成花。植物体能够对形成花所需条件起反应而必须达到的某种生理状态称为花熟状态，这个时期又称成年期。植物达到花熟状态之前的时期称为幼年期。幼年期与成年期比较，生长快，光合速率和呼吸速率都较高，核酸和蛋白质代谢快，茎的切段易发根，在此期间任何处理都不能诱导开花。对于一棵成长了多年的树来说，基部还是处于幼年期，顶部处于成年期，中部则是中间型。因此，用同一棵树的不同部位的枝条作为接穗嫁接到同一类型的砧木上，以顶部枝条作为接穗的一两年便能开花，以基部枝条作为接穗的一两年不会开花。这也证明，植株的组织一旦成熟就不易逆转到幼

年期。

植物达到花熟状态，就能在适宜的环境条件下诱导成花。经过多年的研究，目前认为低温和适宜的光周期是诱导成花的主要环境条件。花芽分化的内因是由自身的遗传物质——基因决定的，这些基因的选择性表达受环境条件影响。

(一)低温与花芽分化

1. 春化作用和去春化作用的概念

(1)春化作用　一些植物必须经过一定时间的低温处理，才能诱导开花，例如冬小麦、冬黑麦、芹菜、胡萝卜、白菜等，如果不经过一定时间的低温，它们就会一直保持无限的营养生长状态或很晚才能开花。这种经一定时间的低温等条件处理才能诱导或促进开花的现象称春化作用。春化作用除了需要一定天数的低温条件外，还需要水分、氧气、呼吸基质(糖)等综合条件。春化作用的机理目前已有几种假说，Melchers 和 Lang(1965)认为，春化作用至少有两个阶段：第一个阶段是春化作用的前体物在低温下转变成不稳定的中间产物，中间产物如遇高温可被破坏或被钝化；第二个阶段是在低温下转变成热稳定的物质，即春化作用的最终产物。如图 9-60。

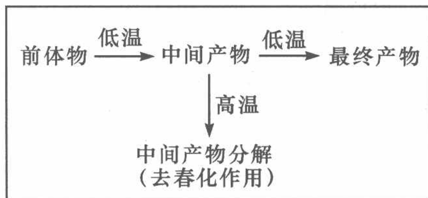


图 9-60　春化作用

(2)去春化作用　在春化过程完结之前，如将春化植物放在 25～40℃的高温下，低温效果就会减弱甚至消失，这种现象称为去春化作用。春化进行的时间愈短，愈易被高温所解除，高温处理的时间愈长，愈易解除春化作用。解除春化作用后的植物返回到低温下可重新春化，而一旦春化过程完成，即使以较高温处理也不会引起春化解除。

2. 植物接受低温春化的时期　春化作用一般在营养生长时间内进行，如甘蓝、胡萝卜等是在绿色苗期时进行。有些植物在种子萌动时进行，如萝卜、白菜等。也有些植物既可在绿色苗期进行，也可在种子萌动时进行，如冬小麦和冬黑麦，其中以三叶期最快。

3. 春化作用所需的低温　春化作用所要求的是一定时间的低温，并随植物的种类、品种和原产地气候不同而有一定的差异。对大多数植物来说，1～7℃常是有效的温度范围，但发现 0℃以下到－6℃对某些谷类作物也有效。而 7～13℃对某些原产热带地区的植物如油橄榄也有效。同是小麦，也随品种而不同(表 9-10)。

表 9-10　小麦春化作用所需的温度和时间

类　型	温度范围(℃)	春化天数	品种
冬　性	0～3	35～45	蚰包，徐州 22 号
半冬性	5～8	20～30	泰山一号
春　性	10～12	5～15	扬麦一号

4. 春化作用所需的时间　低温处理的持续时间，一般需要 1～3 个月，但也有 2 周甚至几天的。不过，春化处理的时间延长时，从播种到开花的时间会缩短，相反时则延长。

5. 感受低温的敏感部位　实验证明，植物感受低温的部位是茎端的生长点、幼叶、根尖等处的分生组织；春化引起质变的部位是茎的尖端生长点。

6. 春化效应可以传递　春化效应可以在植物体内和通过嫁接在植物体之间传递。人们发现某些植物(天仙子、甜菜、胡萝卜等)春化作用的效应可通过嫁接而传递给未春化的植株，使未春化的植株开花。虽然这种可以传递的物质至今仍没有被分离出来，但人们仍然认为春化作用也许形成了一种刺激物质，并称之为春化素。

应用春化作用的理论，可有效地调节某些作物的播种期，可以根据人为的目的控制植物开花。在调种引种上也应根据栽培目的确定引种地区。

7. 植物春化作用后的生理状态变化　植物通过春化作用后，其生理状态会发生深刻的变化。实验表明，植物春化作用后，细胞内的 RNA 含量增加，出现了一些新的蛋白质分子，并具备了开花的可能性。

(二)光周期和花的诱导

许多植物在经过适宜的低温处理后，还要经过适宜的日照处理，才能诱导成花。影响植物开花的决定性因素是随季节变换而发生的昼夜相对长度的变化。植物对昼夜相对长度变化发生反应的现象称为光周期现象。现已知道光周期现象还与茎的伸长，块茎、块根的形成，芽的休眠和叶子的脱落等有关。

1.光周期反应的类型及划分的依据　从发现光周期与植物开花的关系以后，通过用人工延长或缩短光照的方法，广泛地检查了日(照)长(度)对植物开花的影响。结果表明不同种类植物的开花对日长有不同的反应。根据植物在光周期现象中对每天昼夜长度的要求不同，可把植物分成若干种类型，主要有长日植物、短日植物和日中性植物。

开花的临界日长是指诱导短日植物开花所需的最长日照时数，或诱导长日植物开花所需的最短日照时数。长日植物和短日植物的区别不是在于它们对日长要求的绝对数值的长短，而是在于它们对日长要求有一最低或最高的极限日照。它们对一定日长的要求是极其严格的(表 9-11)。

表 9-11　几种长日植物、短日植物的临界日长

植物名称		周期中的临界日长(h)
长日植物	菠菜	13
	二色金光菊	10
	白芥	约 14
	小麦	12 以上
短日植物	一品红	12.5
	苍耳	12.5
	菊花	15
	水稻	12～15

因此，长日植物是指一天中，日长等于或长于临界日长条件下开花或促进开花的植物。长日植物常见的有燕麦、天仙子、油菜、萝卜和甜菜等。短日植物是指日长等于或短于临界日长条件下开花或促进开花的植物。短日植物常见的有大豆、棉花、烟草、草莓等。此外，还有一类植物对日长要求范围很广，在任何日长下均能顺利开花，这类植物称日中性植物。例如番茄、黄瓜、茄子、菜豆以及其他一些一年四季都能开花的植物。

此外还有长—短日植物，要求先长日后短日的双重日照条件才能开花，如夜来香、芦荟等；白三叶草却是短—长日植物；甘蔗是只能在 11.5～12.5 小时日照时才能开花的中日植物；狗尾草只有在较长或较短日照下才能开花，这类植物称为两极光周期植物。

植物开花对光周期的要求，是其祖先长期对环境适应而形成的一种特征。由于地球公转，地球上各纬度(除赤道外)的昼夜长度在一年内呈有规律的变化。以北半球不同纬度地区昼夜长短的季节变化(图 9-61)为例，可以看出日照在夏至最长，在冬至最短，在春分和秋分各为 12h。在低纬度地区(我国南方)没有长日条件；在高纬度地区(我国东北地区)有长日条件，但短日时气温太低；在中纬度地区(我国北方)，既有长日条件，又有短日条件，并且在夏季和秋季都有合适的温度。因此，在低纬度地区只有短日植物，高纬度地区只有长日植物，而中纬度地区长日植物和短日植物都有。

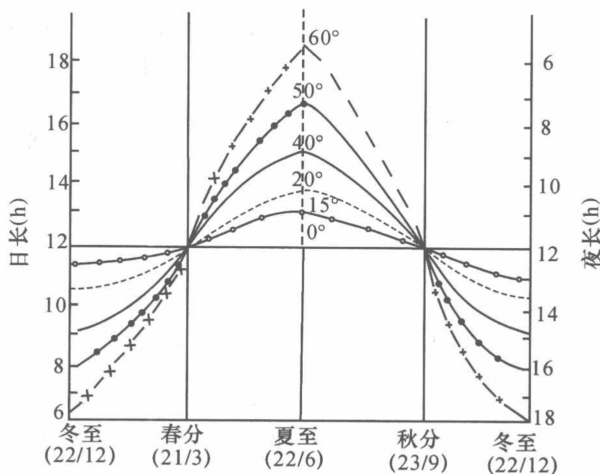


图 9-61　北半球不同纬度地区昼夜长短的季节变化

2.光周期诱导

(1)光周期诱导与光周期诱导效应在时间上

的关系　植物在适宜的光周期处理下，就可以诱导开花。研究表明，许多植物的开花（花芽分化）并不是在适宜光周期处理的当时，而是在处理后的若干天。这就是说光周期处理的效应可以保持在植物体内，以后即使在不适宜的光周期下，仍可以长期保持着这种诱导效果。花芽分化只是光周期处理效应的表现。这种能产生诱导效应的适宜光周期处理称为光周期诱导。

(2)光周期诱导的天数　不同植物需要适宜光周期诱导的周期数（即光周期处理的天数）是不相同的。例如短日植物苍耳的临界日长为15.5h，只需要一个光诱导周期，即一个循环的15h照光及9h的黑暗就可以开花。其他植物如大麻4个，胡萝卜15～20个，菊花12个等。这是最低诱导周期天数，少于这个天数就不能诱导开花。多于这个天数，花诱导的效果更好，花形成提前，花的数目增多。

各种植物光周期诱导的天数也随植物的年龄和环境条件，特别是温度、光强及日照长度而有所改变。

(3)感受光周期的部位

①叶片是感受光周期刺激的部位，其敏感性与叶片本身的发育程度有关。这可用短日植物菊花的4种处理来证明，结果是只要叶片处于短日条件下，不管茎顶端是在短日下还是长日下，都可以开花(图9-62)。叶片对光周期的敏感性，与叶片本身的发育程度有关：幼叶和衰老的叶片敏感性差，叶片长到最大时，其敏感性也最高。

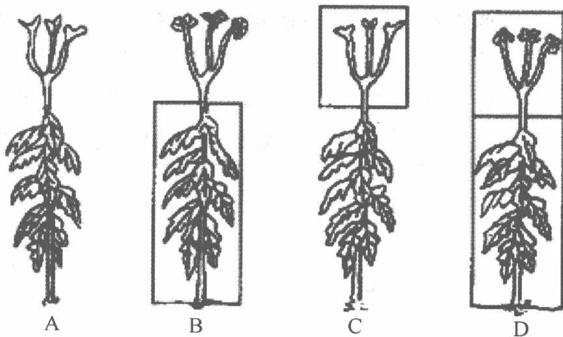


图9-62　给短日植物菊花叶子和茎顶端以下的光周期处理对开花反应的影响

A. 全株处在长日条件下，不开花　B. 叶子处在短日条件下（即每天用黑罩套把叶子罩一段时间，造成短日条件），茎顶端在长日条件下，开花　C. 叶在长日条件下，茎顶端在短日条件下，不开花　D. 全株处在短日条件下，开花

②不同植物开始对光周期表现敏感的年龄也不同。大豆是在子叶伸展时期，水稻是在七叶期前后。以后随年龄的增加，所需诱导的时间也越短。

(4)光周期的诱导效应可以传递　光周期的诱导效应可以在植物体中传递，并可以通过嫁接传递。例如可把5株苍耳顺序嫁接，如果只让第一株上的一片叶置于适宜的光周期下，而其他各株都处于不适宜的光周期下，一段时间以后发现5株苍耳都能开花(图9-63)。这表明在被诱导的叶片中确实形成了一种或多种开花刺激物，通过嫁接可把诱导效应传导给其他几株，并最终传导到茎端，使茎端分生组织从分化叶原基转变为分化花原基。但这种开花刺激物是什么，至今尚不了解。

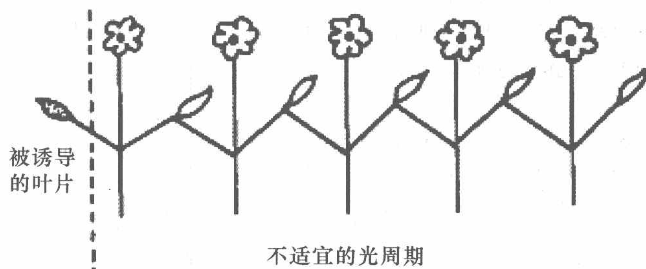


图9-63　苍耳叶中产生的开花刺激物的传导

(5)植物接受光周期诱导的时期　植物必须生长到一定阶段才能接受光周期诱导。如冬性作物必须在春化作用后才能接受光周期诱导，水稻只有长到七叶期前后才能接受光周期的诱导。

3.光暗交替的重要性　为了研究光周期现象中光期和暗期的作用，人们又做了多种实验。人们发现如果在光期中用短时间的黑暗打断光期，并不影响光周期诱导；但如果在暗期中用短时间的光照打断暗期，则会使短日植物继续营养生长（开花受到阻碍），而促进了长日植物开花(图9-64)。这说明不管光期的长短，短日植物只在超过一定的暗期长度时开花，而长日植物是在短于一定的暗期长度时开花。即连续的暗期比光期更为重要。

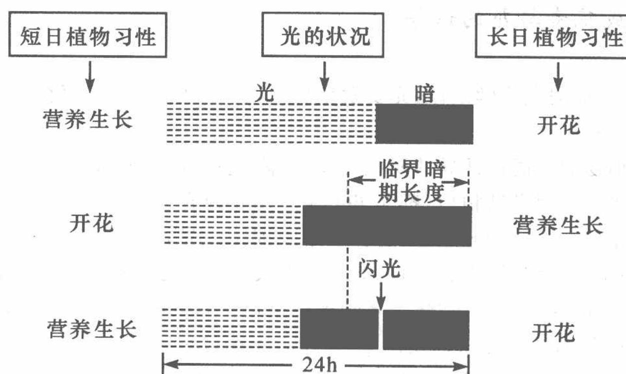


图 9-64 暗期的闪光间断对短日植物和长日植物开花的作用

在自然条件下，由于一天 24h 的光暗循环，光期长度和暗期长度是互补的。因此有临界日长，必然有对应的临界夜长。用人为地改变暗期长度的方法也可观察到临界夜长的存在。临界夜长是指光周期中长日植物能开花的最大暗期长度或短日植物能开花的最小暗期长度。因此短日植物又称长夜植物，其暗期长度长于临界夜长时开花；而长日植物又称短夜植物，其暗期长度短于临界夜长时开花。应该说明的是，光期对短日植物也是有作用的，光期可供应光合作用的能量来源，增强光合作用，增加花的数量。

植物的开花结果需要足够高的温度。高纬度地区只有在长日时才有较高温度，所以没有短日植物的分布；而在低纬度地区一年四季的温度都较高，但由于日照满足不了长日植物的开花需要，因而没有长日植物的分布。在中纬度地区由于春、夏、秋都有较高的温度，因此各种日照类型的植物都有分布。在北半球引种（以种子繁殖的植物品种）时，南种北引长日植物开花期会提前，为了有足够的营养生长，所以必须引迟熟品种；南种北引短日植物开花期会延迟，易受冻害，所以必须引早熟品种，如果引到纬度太高的地区就不会开花。北种南引长日植物可以引早熟品种，引短日植物就必须引迟熟品种。

4. 红光与远红光的可逆现象 为了研究光质在光周期诱导中的作用，人们用不同波长的光进行暗期间断实验（图 9-65）。结果发现，抑制短日植物开花的光，以红光最有效。如果在红光照射以后，再用远红光照射，就不能发生暗期间断的效果。也就是说红光的作用可以被远红光所抵消。这个反应可以反复逆转多次，而开花与否决定于最后照射的是红光还是远红光。可以看出：对短日植物来说，红光不能使植物开花，而远红光能使植物开花；对长日植物来说，红光能使植物开花，而远红光不能使植物开花。红光与远红光的这种对开花的可逆现象与体内存在的光敏色素有关。

光周期处理类型	开花反应	
	短日植物	长日植物
←临界暗期长度→	开　花	营养生长
闪光R	营养生长	开　花
R-FR	开　花	营养生长
R-FR-R	营养生长	开　花
R-FR-R-RF	开　花	营养生长
R-FR-R-FR-R	营养生长	开　花
R-FR-R-FR-R-FR	开　花	营养生长

图 9-65 红光（R）和远红光（FR）对短日植物和长日植物开花反应的可逆控制

(三)光敏色素和成花素与花的诱导

1. 光敏色素

(1)光敏色素的发现　根据光化学定律,光要发生反应,就必须有受体的存在。接受红光与远红光反应的受体是什么?是光敏色素。

人们在对大豆和冬小麦的光周期诱导的研究中发现,阻止短日植物(大豆、苍耳)成花的作用光谱和促进长日植物(冬小麦)成花的作用光谱相似,都是 660～665nm 的光质最有效。这就是说,暗期中断不论是抑制短日植物开花还是促进长日植物开花,其最有效的光都是红光,进一步的推论是长日植物和短日植物暗间断的光接受体是相同的。以叶绿素、类胡萝卜素的吸收光谱与之比较,都不一致,这些色素都不是接受红光、远红光的受体色素。研究表明,从黄化玉米幼苗中提取出来的暗间断的光接受体:一种新的色素的吸收光谱与之相一致。1960 年命名为光敏色素。

(2)光敏色素的分布　光敏色素广泛分布于各种植物体中,在高等植物的根、茎、叶、花、果实和种子中都存在,以分生组织和幼嫩器官中含量较高。并且黄化幼苗中的含量要比绿色组织中的含量高一个数量级,为 10^{-7}～10^{-6} mol/L^{-1}。在细胞中,它主要分布在生物膜系统上和细胞质溶胶中。

(3)光敏色素的结构和理化性质　经分离鉴定,光敏色素是植物接受光周期信号的色素蛋白。它由蛋白质和生色团两部分组成。其生色团的化学结构,为排成直链的 4 个吡咯环构成,以共价键与蛋白质部分相连(图 9-66)。其相对分子质量为 1.2×10^5,可溶于水。

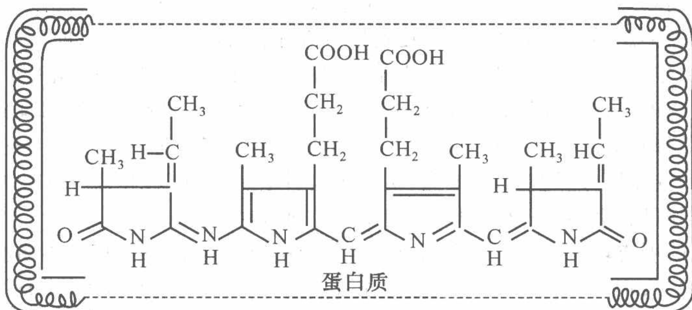


图 9-66　光敏色素的生色团的假定结构

光敏色素主要以两种形式存在(图 9-67)。一种是红光吸收型(Pr),吸收高峰是 660～665nm,比较稳定;另一种是远红光吸收型(Pfr),吸收高峰是 725～730nm,是不稳定的。白天光照下,Pr 型吸收红光后转变为 Pfr;夜晚黑暗下,Pfr 型可缓慢地自动地转变为 Pr,部分 Pfr 型还可以通过分解而消失。在远红光照射下,Pfr 型能很快转变为 Pr 型。日光或普通灯光中红光与远红光同时存在,但红光作用占优势。

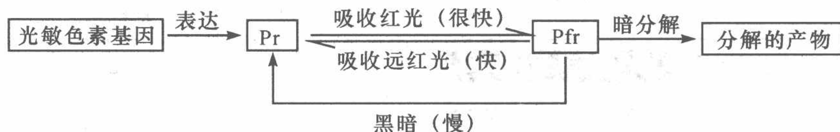


图 9-67　光敏色素代谢和光转换

(4)光敏色素的作用　Pr 与 Pfr 的相互逆转影响着植物的开花、种子的萌发、块茎和块根的形成,影响着膜的性质和功能、叶绿体的发育和运动,并且参与了糖、蛋白质和核酸等的代谢。有人甚至说:在植物个体发育过程中无时无刻不存在着光敏色素的作用。

现以诱导开花为例讨论其作用。一般认为,植物细胞中 Pfr/Pr 比值的周期性变化和高低的这种信号,通过不同的第二信使,一方面介导细胞中相关酶活性的调节过程;另一方面是作用于细胞核,启动细胞核里的相关基因表达,这样叶芽就转变为花芽。至今已发现有 60 多种酶和蛋白质的合成或活性受光调控。

在暗期 Pfr/Pr 比值低有利于短日植物开花刺激物质(可能就是成花素)的形成,Pfr/Pr 比值高有利于长日植物花刺激物质的形成。因此在暗期开始,由于 Pfr 占优势,Pfr/Pr 比值高,故有利于长日植物开花;在暗期的后期,由于 Pfr 逆转为 Pr 或 Pfr 破坏,Pfr/Pr 比值会逐渐降低,特别是在暗期过长时,Pfr/Pr 的比值更会明显下降,这样就有利于短日植物开花。这里,Pfr/Pr 比值降到某一临界值所需的时间,实际上就是

临界夜长。如果在暗期 Pfr/Pr 比值满足不了长日或短日植物开花的需要，植物就会延迟开花甚至不开花。

2. 成花素　20 世纪 30 年代，苏联的柴拉轩用菊花（短日植物）做了一个设计得很好的实验（图 9-68）。他将菊株上部分的叶子去掉，按长日照时间处理没有叶子的上部，按短日照时间处理有叶的下部，结果开花。反之，按短日照时间处理无叶的上部，按长日照时间处理有叶的下部，结果不开花。由此他得出结论，日长或日短对花芽的分化不产生直接的影响，只有通过叶子才能影响芽的分化，是叶子接受刺激后产生的激素，从叶移行到芽而使芽分化为花芽，结果开了花。这种激素被命名为成花素。



图 9-68　叶片在光周期反应中的作用

A. 下部短日照，上部长日照，开花　B. 下部长日照，上部短日照，不开花

柴拉轩提出了成花素假说：认为成花素由形成茎所必需的赤霉素和形成花所必需的开花素两组物质组成。中性植物本身能够产生足够的成花素，长日植物在长日下和短日植物在短日下生长时自身也能产生足够的成花素，因此都能开花。长日植物自身能产生开花素，但在短日下生长时缺乏赤霉素；短日植物自身能产生赤霉素，但在长日下生长时缺乏开花素，所以都不能开花。

以后又有许多实验支持柴拉轩的成花素学说，并可以得出以下结论：

(1)光周期的诱导是通过改变体内 Pfr/Pr 的比值来影响相应日照类型的植物产生成花素来实现的；

(2)成花素在叶片上产生，在植物体内可以传递，并可以通过嫁接在植物体之间传递；

(3)成花素只在芽尖生长锥起作用，促进花芽分化；

(4)成花素至今还没有人从植物体内分离出来，因此有人认为成花素不是一种新的激素，而是赤霉素、乙烯和多酚等几种激素的混合物，由于其中各激素的浓度比例的改变而导致了花芽分化。赤霉素、乙烯和多酚都能影响植物的开花。此外还有多种其他见解，所有这些都有待于继续研究。

（四）花器官形成的条件

植物完成了花芽分化以后，还必须有适宜的气象条件和栽培条件才能完成花器官的形成。

1. 光的作用　一般情况下，花芽分化以后，光强越大、光照时间越长，有机物积累越多，有利于花的形成。但是雄蕊的发育对光强要求严格，小麦花药发育处于花粉母细胞形成的前夕，遮光处理 72h，花药全部败育。湖北光敏核不育水稻在短日照下可育，而在长日照下不育。

2. 温度的作用　以水稻为例，在高温下稻穗分化过程明显缩短，在低温下则延缓甚至中途停止。在减数分裂时期，如遇到低温（17～20℃以下），花粉母细胞损坏，进行异常分裂而不能产生正常的花粉。有的水稻是温度敏感不育型的。

3. 水的作用　雌雄蕊分化期和花粉母细胞及胚囊母细胞减数分裂期对水分特别敏感。如果土壤水分不足，会使幼穗形成延迟，并引起颖花退化。

4. 肥料的作用　N 肥不足花分化缓慢而花少，但 N 肥过多而贪青徒长，开花发育也不良。在 N 肥适中的情况下再配以适量的 P、K 肥，有利于花的发育，如能适当追肥 Mo、Mn 和 B 等微量元素，效果会更佳。

第四节 植物体的成熟、衰老及其调控

一、种子的成熟及调控

(一)种子成熟过程的主要变化

种子的成熟过程,实质上就是胚从小长大,以及营养物质在种子中变化和积累的过程。

1.可溶性的小分子物质转变成不溶性的高分子物质 在种子成熟期间,植物营养器官中的营养物质以可溶性的小分子化合物(如葡萄糖、蔗糖、氨基酸)状态运到种子,在种子中进而转变为不溶性的高分子化合物(如淀粉、蛋白质、脂肪等)。不同的植物,营养物质的贮存方式可能是不同的。淀粉类种子如小麦、水稻等主要是合成淀粉;蛋白质类种子如豌豆、大豆等,主要是合成蛋白质;脂肪类种子如芝麻、向日葵等,主要是合成脂肪。不过脂肪是由糖类转化而来的。

2.呼吸作用由旺盛到明显减弱 有机物的合成过程中,需要大量的能量,而能量是由呼吸作用提供的。因此,伴随着有机物的合成,呼吸作用也极其旺盛。只有当种子接近成熟时,呼吸作用才明显急剧下降(图9-69,70)。

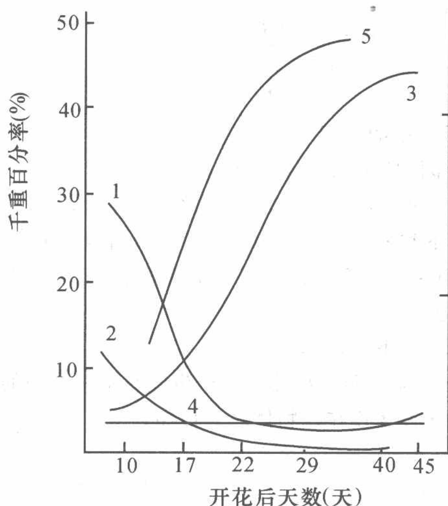


图 9-69 油菜种子在成熟过程中各种有机物的变化情况

1. 可溶性糖 2. 淀粉 3. 千粒重 4. 含氮物质 5. 粗脂肪

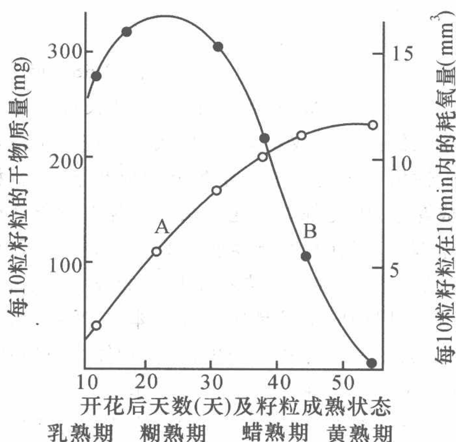


图 9-70 水稻种子在成熟过程中干物质及呼吸速率的变化

A. 干物质量 B. 呼吸速率

3.原生质由溶胶态转变为凝胶状态 种子含水量的变化与有机物的积累相反。因为随着种子的成熟,可溶性小分子合成了不溶于水的有机高分子如淀粉等,细胞水势上升而失水,故细胞的含水量逐渐降低,原生质也由溶胶状态转变为凝胶状态,种子的生命活动亦由代谢活跃转入休眠状态。

(二)种子成熟过程受激素和外界条件的影响

1.激素调控 种子成熟过程中的上述变化受多种植物激素的调控。例如小麦种子受精后到收获前一周,籽粒内赤霉素和生长素含量的增加正好与有机物向籽粒的运输、转化和积累有关;而籽粒成熟时,ABA的增加又正好与抑制胚的生长、促进籽粒休眠有关。

2.外界条件的影响 各种外界条件影响种子的成熟过程和种子的化学成分。在成熟期间,天气晴朗、空气湿度较低、土壤水分保证供应的条件下,有利于光合作用和有机物的运输,促进种子中营养物质的积累,也有利于成熟后期的种子脱水。如遇到阴雨连绵的天气,由于光照弱、温度低,使光合作用和有机物的

运输速率都下降，再加上湿度大，蒸腾作用弱，种子内的水分不易向外散失，因此成熟期延迟。相反，成熟期会提前。干旱时，由于可溶性糖来不及转换成淀粉，而对蛋白质的合成过程影响较少，因此北方小麦蛋白质含量要比南方小麦相对要高。适当的低温，有利于油脂的合成而降低蛋白质的含量，因此海拔较高或纬度较高地区生产的油料种子能产生较好的干性油(涂在木器上易形成有韧性的固态薄膜)。东北的大豆也因此而含油量较高(表 9-12)。

表 9-12 不同地区小麦蛋白质含量及大豆含油率的变化

作物	化学成分占干重的百分数	杭州	南京	济南	北京	公主岭	克山
小麦	蛋白质含量	11.7		12.9	16.1		19.0
大豆	含油率		16.4	19.0		19.6	

二、果实的成熟及调控

(一)果实的发育与生长过程

被子植物传粉、受精和种子发育等过程对果实的发育都有显著的影响。花粉含有的吲哚乙酸，以及受精后胚珠发育为种子时合成的吲哚乙酸等植物激素，能有效地促进子房迅速生长而发育成果实。有人把这段果实生长发育的过程称为成熟，但这常常只称为生长过程。果实生长和营养器官的生长一样，具有生长大周期。有些果实如苹果、番茄、草莓等的生长呈"S"形生长曲线；也有些果实如桃、杏、樱桃等的生长呈"双S"形生长曲线。在果实进行生长的同时，从营养体运来的可溶性糖及氨基酸等不断地运往果实组织，一部分将作为呼吸的原料而被消耗掉，一部分将转化成淀粉、果胶、蛋白质、脂肪等而贮存在果实内。当果实体积长到应有大小的时候，生长就会停止，这些营养物质的累积也基本告一段落。

(二)果实的成熟过程

对于肉质果实而言，生长停止时的果实生硬、酸、涩，没有甜味也没有香味，处于不可食的状态。只有经过一段时间的变化以后，果实方可转化为可食状态。由于这一转化过程与人们的生活密切相关，所以特别把充分成长的果实从不可食的状态转变成可食状态的过程称为后熟，通常也称为成熟。

1. 果实成熟的色香味变化　肉质果实成熟时所发生的生理变化主要集中在物质的转化上，体现在色香味上的变化上。由于果皮的中的叶绿素被逐渐破坏，因而呈现出类胡萝卜素或花青素等色泽，结果绿色的果实转变为黄色、红色或橙色等。果肉细胞产生一些有香味的酯类和醛类等有机物质，如香蕉的香味主要是乙酸戊酯产生的，橘子的香味主要是柠檬醛所产生的。甚至有些植物的果皮里含有油腺，当果实成熟时，能放出芬芳的香味，如茴香、枸橼、花椒等。果肉细胞间的果胶在果胶酶的作用下分解为可溶性果胶酸和半乳糖醛酸等，因而变得疏松可口。淀粉在淀粉酶的作用下转化成可溶性糖(桃中多转化为蔗糖，葡萄中多转化为葡萄糖和果糖)；有机酸(苹果酸、柠檬酸、酒石酸等)将转变为糖或作为呼吸作用的底物而被消耗掉；细胞液中的单宁物质氧化分解或凝结成不溶性的凝胶物质。

2. 影响果实成熟的外因　果实成熟过程中这些物质的转化，与光照、温度及湿度等都有密切的关系。在阳光充足、气温较高及昼夜温差较大的条件下，果实中糖分多而含酸量少。新疆吐鲁番的哈密瓜和葡萄较甜就是这个道理。但在夏凉多雨的条件下，果实中糖分相对就会减少，而含酸量会增加。

3. 果实成熟过程中呼吸速率的变化及其影响因素　人们发现有些果实在成熟的初期，呼吸强度下降。但下降一段时间以后，呼吸强度又突然会有明显的升高。尔后再次下降，果实完全成熟，最后衰老死亡。

呼吸强度突然地明显升高称为呼吸跃变。香蕉、梨、苹果等果实都是具有呼吸跃变的果实。但也有些果实在成熟的过程中没有呼吸跃变，如柑橘、柠檬、葡萄、草莓等都是没有呼吸跃变的果实，在其成熟期间，果实的呼吸强度一直逐渐下降(图 9-71)。有呼吸高峰的果实都含有复杂的贮藏物如淀粉等，在其成熟时，贮藏物质发生了强烈的水解作用，故其呼吸强度突然上升。而没有呼吸高峰的果实成熟时，呼吸作用是利用原有的可溶性物质，不发生贮藏物质的水解作用，故其呼吸强度随着可溶性物质的消耗而逐渐下降。

研究指出，跃变型果实在呼吸跃变出现前或出现时，果实内乙烯的含量明显上升。由于乙烯可增加果皮细胞的透性，加强内部氧化过程，促进果实的呼吸作用，故认为乙烯是果实成熟激素。还有人指出，在跃变型果实成熟过程中，先发生 ABA 的积累，并由 ABA 诱发了乙烯的自动催化生成作用，进而促进了成熟

与衰老。在非跃变型果实中，ABA 则可促进果实的成熟。

许多肉质果实呼吸高峰的出现，标志着果实成熟达到最宜食用状态，同时也标志着果实已经衰老，不耐贮藏。在实践中可调节呼吸高峰的出现，以延迟或提前果实的成熟。例如采用低温、降低氧浓度、提高二氧化碳浓度等手段可推迟成熟。而温水浸泡可使柿子脱涩，熏烟可使香蕉提早成熟；采用喷施乙烯利的方法，更可以促进许多果实的成熟。

(三)果实生长发育和成熟时激素的变化

在果实的生长发育和成熟的过程中，植物五大类激素都有规律地参加到代谢反应中。有人测定了苹果、柑橘等果实成熟过程中激素的动态变化(图 9-72)。他们认为在开花与幼果生长时期，生长素、赤霉素和细胞分裂素的含量增高。在苹果果实成熟时，乙烯含量达到最高峰，而柑橘、葡萄成熟时，则脱落酸含量最高。

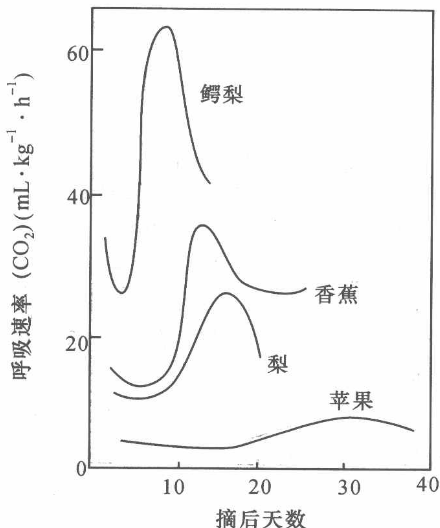


图 9-71　几种果实成熟过程中的呼吸跃变

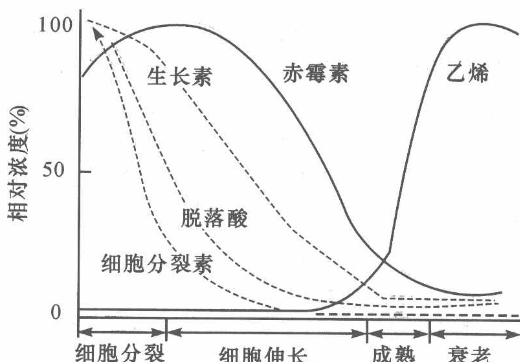


图 9-72　苹果生活周期各阶段激素变化的情况

三、植物营养体的衰老及调控

(一)植物营养体的衰老

植物营养体的衰老是指一个器官或整体生命功能衰退，并最终导致死亡的过程。衰老是死亡的前奏，它总是先于一个器官或整株的死亡，所以衰老应该看做是导致死亡的最后发育阶段。衰老是不可避免的，但认识衰老的原因，设法推迟衰老的进程则是可能的。

植物营养体的衰老表现为蛋白质含量显著下降、RNA 含量降低、光合速率和呼吸速率下降。

植物营养体的衰老可发生在整株水平上，如一年生或二年生植物在开花结实以后，全株留下果实或种子后，整个植株便衰老死亡；也可发生在器官水平上，如多年生木本植物的茎和根能生活多年，但叶、花、果每年同时或逐渐衰老脱落；甚至也可发生在细胞水平，某些细胞在细胞分化时衰老死亡，例如导管分子、厚壁细胞。

(二)植物营养体衰老的意义

不论哪种水平的自然衰老，就其生态适应和内部生理功能而言都具有积极的生物学意义。一年生植物以其休眠的种子度过严冬使植物的系统发育得以延续，其意义不言自明。温带落叶树冬前叶片的脱落，则可最大限度地减少蒸腾面积，并可有效地保证营养物质的转移。而导管分子的死亡，可形成输导水分的空细胞，有利于水分的运输。所以植物的衰老对于植物个体的生存和种族的延续都具有意义。

(三)植物营养体衰老的原因

植物营养体衰老的原因目前还不很清楚，有人提出了“营养亏缺理论”和“激素调控理论”。

1. 营养亏缺理论　人们很早就观察到植物的衰老与有性生殖有关。一些一次结实的植物(如竹)如果

不开花结实，可以较长时间地生活，一旦开花结实就死亡。龙舌兰是突出的例子，不开花可活 100 年以上，故称世纪植物；但一旦开花结实植株就衰老死亡。因此有人认为植物的衰老是由于有性生殖耗尽了植株营养引起的，并称之为营养亏缺理论。但这个理论并不能说明一些问题，例如供给已开花结实植株充分营养，也无法使植株免于衰老死亡。一些多次结实的植物，其整株的衰老死亡，一般与有性生殖没有关系。

2. 激素调控理论　该理论认为，细胞分裂素和赤霉素等可以延缓叶片衰老，而脱落酸和乙烯等则促进叶片衰老。在植株营养生长时，根系合成的细胞分裂素运往叶片，推迟了植株衰老；而当开花结实时，根系合成的细胞分裂素减少，叶片得不到足够的细胞分裂素，并且花和果实中产生的脱落酸和乙烯运往了叶片，因而促进了叶片衰老。

四、植物器官的脱落

脱落是指植物细胞组织或器官与植物体分离的过程，如树皮和茎顶的脱落，叶、枝、花和果实的脱落。叶、花、果的自然脱落都会通过产生离层而发生。正常情况下，通过适当的脱落以淘汰掉一部分衰弱的器官或败育的花果，是植物自我调节的重要途径。在干旱、雨涝、营养失调情况下，叶片、花和幼果也会提早脱落，这是植物对不良环境的一种适应。

通常情况下，光照充足时器官不易脱落；光照不足时器官容易脱落。如植物生长过密，叶、花、果都容易早落。在秋季，日照缩短是落叶树落叶的重要信号之一。温度过高或过低都会加速器官脱落。季节性的干旱会使树木落叶，以减少水分的蒸腾损失；因为干旱时生长素氧化酶活性增强，细胞分裂素含量也下降，而乙烯和脱落酸增多。

脱落时细胞在结构和生化上都有相应的显著变化，如细胞代谢加快，呼吸速率提高，转录和翻译加快，纤维素酶和果胶酶的合成、分泌和活性增强，甚至细胞壁解离等。

